(AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT LEIPZIG)

DAS FACETTENAUGE DER WASSERWANZEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT

VON

ZAHNARZT **KURT BEDAU**
AUS MAGDEBURG

ACAD. LIMNOL. BAT. BIBL.

MIT 5 FIGUREN IM TEXT UND TAFEL XIX UND XX

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1911

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion auf Grund der Gutachten der Herren CHUN und PFEFFER.

Leipzig, den 3. Mai 1910.

Der Procancellar
K. ROHN

(Sonderabdruck aus »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie.« XCVII. Bd., 3. Heft)

MEINEN GELIEBTEN ELTERN

IN DANKBARKEIT

WEIHNACHTEN 1909

Inhalt.

Seite

Material und Technik 6
I. Morphologischer Teil 8
A. Der Bau des Facettenauges der Wasserwanzen 8
1. *Notonecta glauca* 8
2. *Ranatra linearis* 16
3. *Hydrometra palustris* 19
4. *Nepa cinerea* 22
5. *Naucoris cimicoides* 24
6. *Corixa Geoffroyi* 26
B. Die Innervation der Retinula und die Ganglien 28
II. Physiologisch-biologischer Teil: Die Funktion der im morphologischen Teile beschriebenen Facettenaugen und ihre biologische Bedeutung . . 34
Hauptergebnisse 41
Literaturverzeichnis 42
Erklärung der Abbildungen 43

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität Leipzig angefertigt. Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. C. Chun, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir bei meinen Untersuchungen ratend und helfend zur Seite gestanden hat. In gleicher Weise bin ich zu bestem Danke verpflichtet den Herren Professoren O. zur Strassen und R. Woltereck und dem Herrn Privatdozenten Dr. med. et phil. O. Steche.

Material und Technik.

Das Material habe ich in der näheren und weiteren Umgebung von Leipzig in der Hauptsache im Sommer 1908 gesammelt. *Notonecta glauca*, *Hydrometra palustris*, *Nepa cinerea*, *Naucoris cimicoides* und *Corixa Geoffroyi* ließen sich mühelos beschaffen; *Ranatra linearis* zu finden, bot Schwierigkeiten. Schließlich gelang es mir aber doch, vier Exemplare der gesuchten Art in der Nähe von Grimma zu fangen.

Zum Konservieren meines Materiales habe ich vier verschiedene Flüssigkeiten angewandt: 70%igen Alkohol, Chromosmiumessigsäure, ein Gemisch von Pikrinsäure, gesättigt in kochendem destilliertem Wasser, und von Sublimat, ebenfalls in gesättigter Lösung zu gleichen Teilen, wie es Rabl angegeben hat, und endlich ein Gemisch von 15 Teilen 96%igem Alkohol, 30 Teilen destilliertem Wasser, 6 Teilen konzentrierten Formols und 2 Teilen Eisessigs. Mit dem zuletzt angeführten Konservierungsmittel habe ich die besten Resultate erreicht. Alkohol härtete die Objekte, Chromosmiumessigsäure färbte sie auffallend dunkel, zuweilen fast schwarz, und die von Rabl angegebene Konservierungsflüssigkeit war für feine histologische Studien nicht sonderlich geeignet.

Ehe ich die gefangenen Tiere in die Konservierungsflüssigkeit legte, habe ich — um ein schnelleres Eindringen des konservierenden Mittels in das Objekt zu ermöglichen — in das Chitin des Thorax und Abdomens mit einer Nadel eingestochen. In der Konservierungsflüssigkeit habe ich die Präparate 6—12 Stunden liegen lassen.

Das harte Chitin bot dem Messer des Mikrotoms einen außerordentlich großen Widerstand. Herrn Zahnarzt F. Carls in Leipzig habe ich es zu danken, daß ich die hieraus resultierenden technischen Schwierigkeiten nach einigem Experimentieren leicht überwand. Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem lieben Kollegen Carls auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen für den mir gegebenen Rat. Da das Chitinschneiden von jeher bei der Anfertigung mikroskopischer Präparate Schwierigkeiten bereitet hat, sei es mir gestattet, die von Carls angegebene, im zoologischen Institut der Universität Rostock bereits mit Erfolg angewandte, aber bislang noch nicht veröffentlichte und von mir nur wenig modifizierte Methode eingehend zu besprechen: Aus der Konservierungsflüssigkeit bringt man die Objekte in 70%igen Alkohol, wäscht sie in diesem gut aus und läßt sie in ihm 6 Stunden liegen. Vom 70%igen Alkohol führt man die

Präparate über in Seifenspiritus, wie er in jeder Apotheke zu kaufen ist. In Seifenspiritus habe ich meine Objekte 24—48 Stunden aufbewahrt. Seifenspiritus hat die Wirkung von Eau de Javelle und Eau de Labarraque, er erweicht das Chitin. Im Gegensatz zu den beiden andern Chitin erweichenden Flüssigkeiten hat er den großen Vorzug, die Gewebe nicht anzugreifen. Zellplasma, Zellkerne, Tracheen, Nerven, kurz, alles bleibt wohl erhalten mit Ausnahme des Fettgewebes, das bei der Behandlung mit Seifenspiritus nach meiner Erfahrung leidet.

Wenn ich meine Objekte je nach der Härte und Stärke des Chitins 24—48 Stunden in Seifenspiritus liegen ließ, so ergibt sich hieraus von selbst, daß Präparate mit schwächerem Chitin ungleich kürzere Zeit in der genannten Flüssigkeit aufzubewahren sind.

Vom Seifenspiritus führte ich die Objekte über in 70%igen Alkohol. In diesem präparierte ich den Kopf des Tieres vom Thorax ab, nachdem ich zuvor unter der binocularen Lupe den Genitalapparat des betreffenden Tieres freigelegt und mit Sicherheit das Geschlecht des Tieres bestimmt hatte. Im 70%igen Alkohol ließ ich das Präparat 6 Stunden liegen, dann brachte ich es in 96%igen und hierauf in 100%igen. Im 96%igen wie im absoluten Alkohol bewahrte ich das Objekt 6 Stunden auf. Dann kam es in ein Gemisch von 100%igem Alkohol und Cedernholzöl zu gleichen Teilen und danach in reines Cedernholzöl. In jeder dieser Flüssigkeiten ließ ich das Präparat 24 Stunden liegen. Benzol und Xylol habe ich beim Überführen der Objekte nie verwandt, da sie in diesen Flüssigkeiten härten. Vom reinen Cedernholzöl brachte ich die Präparate in Cedernholzöl + 40grädiges Paraffin und hierauf in Cedernholzöl + 58grädiges Paraffin, jedesmal auf 24 Stunden. Schließlich führte ich das Präparat über in reines geschmolzenes 60grädiges Paraffin und ließ es 3—4 Stunden im Thermostaten stehen. In dieser relativ kurzen Zeit drang das Paraffin in die sorgfältig vorbereiteten Objekte vollkommen ein und verhütete — was eintritt, wenn man die Präparate längere Zeit in flüssigem 60grädigem Paraffin läßt — das Hartwerden derselben. Die so behandelten Objekte boten dem Messer des Mikrotoms minimalen Widerstand, und es ließen sich leicht 5 und 3 μ starke Schnitte anfertigen. Ein Überziehen derselben mit Mastixkollodium vor dem Auffangen war nicht erforderlich. Meistens schnitten sich sogar »Bänder«.

Zum Färben meiner Präparate habe ich angewandt Eisenfärbung nach Heihendain und Hämalaun, bzw. Hämalaun mit einer Nachfärbung mit Eosin. Die Eisenfärbung nach Heidenhain ist für Kernfärbung vortrefflich, zeigte aber bei meinen Objekten zwei große

Nachteile. Einerseits schwärzte es die Präparate intensiv, anderseits veränderte es die Farbe des Pigments. Die Hämalaunfärbung bewährte sich — auch was die Kerne anbetrifft! — ganz vorzüglich. Eine Nachfärbung mit Eosin wandte ich nur an, wenn es mir darauf ankam, Plasmastrukturen in ihren Details zu untersuchen.

Zum Entpigmentieren benutzte ich zwei Flüssigkeiten: 150,00 Aqu. dest., Acidi muriatici, Acidi nitrici $\widehat{aa}$ 3,0, ein Gemisch, wie es Rosenstadt 1896 angegeben hat, und ein Gemisch von 2 Teilen 96%igen Alkohol und 1 Teil Glyzerin mit geringerem oder stärkerem Zusatz von Salpetersäure. Die erstgenannte Entpigmentierungsflüssigkeit wandte ich an, wenn das Pigment nicht sehr resistent war — so z. B. bei Tieren, die kurze Zeit nach der Häutung gefangen waren, und durchweg bei *Hydrometra palustris* — oder wenn es nur zum Teil zerstört werden sollte. In all den andern Fällen benutzte ich die an zweiter Stelle angeführte Entpigmentierungsflüssigkeit.

I. Morphologischer Teil.

A. Der Bau des Facettenauges der im Wasser lebenden Hemipteren.

1. *Notonecta glauca.*

Von fundamentaler Bedeutung für die Kenntnis der Facettenaugen der Arthropoden und Crustaceen sind in morphologischer Hinsicht die im Jahre 1879 erschienenen »Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen« Grenachers und in physiologischer Beziehung die 1891 erschienene »Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten« Exners. Grenacher unterscheidet folgende drei Gruppen von Facettenaugen: 1) »Acone Augen, d. h. solche, in welchen Kristallkegel nicht nachzuweisen sind, sondern diese zeitlebens durch typische Zellen vertreten werden«; 2) »Pseudocone Augen, d. h. solche, bei welchen zwar ein besonderes kegelförmiges und lichtdurchlassendes Medium vorhanden ist, das aber nicht mit den typischen Kristallkegeln morphologisch in die gleiche Linie gestellt werden kann.« 3) »‚Eucone Augen', mit echten Kristallkegeln, wie sie bisher allen Facettenaugen zugeschrieben wurden.«

Zu den aconen Augen gehören die der Hemipteren. Von den Wasserwanzen hat Grenacher *Notonecta glauca, Nepa* und *Ranatra* untersucht, von den Landwanzen *Pyrrhocoris*, einige Pentatomiden und *Lygaeus*. Nur von *Notonecta glauca* gibt Grenacher eine eingehende Beschreibung, da er bei all den andern von ihm untersuchten

Hemipteren ihren Augenbau mit dem von *Notonecta glauca* »bis auf untergeordnete Differenzen in Größe usw.« so übereinstimmend gefunden hat, daß er sich einer eingehenden Berichterstattung über sie für enthoben hält.

Aus doppeltem Grunde begann ich meine Facettenaugenstudien an *Notonecta glauca*. Erstens ließ sich das Material ohne jede Mühe beschaffen — denn in welchem Teiche bei uns ist die *Notonecta* nicht zu finden? — und zweitens — und das war der Hauptgrund! — hatte ich ja an den GRENACHERschen Untersuchungen die denkbar beste Handhabe, mich in mein Thema einzuarbeiten. Wenn ich auch in der Hauptsache die Anschauungen GRENACHERS teile, kann ich doch nicht umhin, in einzelnen Punkten von ihnen abzuweichen, wie ich das an der Hand meiner Untersuchungen zeigen werde.

Betrachtet man die Cornea von *Notonecta glauca* bei schwacher Vergrößerung (siehe Fig. 1), so sieht sie plankonvex aus; bei starker Vergrößerung zeigt sich jedoch, daß die äußere Begrenzungslinie der Cornea nicht vollkommen plan ist, vielmehr setzt sich diese scheinbar gerade Linie auf dem Längsschnitt durch das Auge aus so vielen konvexen Abschnitten zusammen, als eben Ommatidien angeschnitten sind (s. Fig. 2). Die innere Begrenzungslinie ist stark konvex. Die Cornealinsen, die am Rande des Auges gelegen sind, sind an ihrer Außenseite rund, an ihrer Innenseite eckig, d. h. nur dort, wo sie an die Facetten der benachbarten Ommatidien anstoßen. Alle andern Facetten sind regelmäßig sechseckig. Ursprünglich sind also die Corneafacetten rund gewesen, aber durch den gegenseitigen Druck, den sie aufeinander ausüben, wird die polygonale Form der Facetten hervorgerufen.

Die Cornea ist aus zarten, einzelnen chitinösen Lamellen aufgebaut und läßt deutlich zwei Schichten unterscheiden, verschieden in Dicke und Tinktionsvermögen. Die innere ist die dunklere und ungefähr noch einmal so dick als die äußere, die hellere. Der Tinktion entsprechend ist also die äußere Schicht, was die Konsistenz anbetrifft, die härtere.

Der inneren, stark konvexen Begrenzungslinie der Cornea liegen die vier Kristallzellen eng an. Die Tätigkeit dieser Zellen — sie sind ja Hypodermiszellen — besteht in erster Linie darin, an der Außenseite die Cornea zu bilden. Cornea und Kristallzellen zusammen repräsentieren den dioptrischen Apparat des Facettenauges.

Die vier Kristallzellen, für welchen Zellkomplex CARRIÈRE den Ausdruck Vitrella eingeführt hat, sind eng aneinander gelegen und bilden einen Kegel. Die Basis dieses Zellkegels sitzt der konvexen Innenseite der Cornea auf und die Spitze ist der Retinula zugewandt.

Die wabenförmige Struktur der Kristallzellen läßt sich an Präparaten, die mit Hämalaun-Eosin gefärbt sind, am besten erkennen. Mitten in das helle Plasma der Kristallzellen eingebettet liegen die vier Zellkerne. Diese sind kugelig, führen reichlich Chromatin und sind homolog den Semperschen Kernen im euconen Auge.

Die vier Kristallzellen sind becherförmig von einer Pigmenthülle (s. Textfig. 1) umgeben, die von den beiden Hauptpigmentzellen gebildet wird. Diese Hauptpigmentzellen sind nach Hesse mit den Corneagenzellen im Auge der Crustaceen zu homologisieren. Die Kerne der Hauptpigmentzellen liegen der Vitrellaspitze eng an, haben beträchtliche Größe und repräsentieren auf dem Querschnitt ungefähr die Form einer Bohne (s. Fig. 3). Das Pigment der Hauptpigmentzellen ist intensiv braun gefärbt, und die einzelnen, sehr großen, kugeligen Pigmentkörner sind in regulären Querreihen angeordnet.

Textfig. 1.
Pigmenthülle der Vitrella von *Notonecta glauca*. S. III, 1. 1/12 Immers.

Zwischen den einzelnen Vitrellen liegen die distalen Teile der spindelförmigen Nebenpigmentzellen. Die eine Spitze der Spindel liegt direkt unter der inneren Begrenzungslinie der Cornea, die andre ungefähr an der Stelle, an der das erste, das distalste Drittel der Retinula sein Ende erreicht hat. Die Kerne der Nebenpigmentzellen sind oval, stark mit Chromatin ausgestattet, und liegen in derselben Höhe wie die Kerne der Kristallzellen, die weniger reich an chromatischer Substanz sind. Die Lage der Kerne der Vitrella, der Haupt- und Nebenpigmentzellen veranschaulicht uns am besten ein Querschnitt durch das Auge, der mit seinem, einem Tapetenmuster vergleichbaren Bilde einen außerordentlich reizvollen Anblick darbietet (s. Fig. 3). An diesem Querschnitt erkennt man auch deutlich, daß die Nebenpigmentzellen interstitiell sind. Jedes Ommatidium wird von 18 Nebenpigmentzellen umgeben, von denen aber zwölf je zwei benachbarten Ommatidien angehören und die übrigen sechs je drei benachbarte Ommatidien begrenzen.

Dem dioptrischen Apparate, der sich aus der lamellös aufgebauten, chitinösen und deutlich zwei Schichten zeigenden Cornea und der plasmatischen Vitrella mit ihrer becherförmigen Pigmenthülle zusammen-

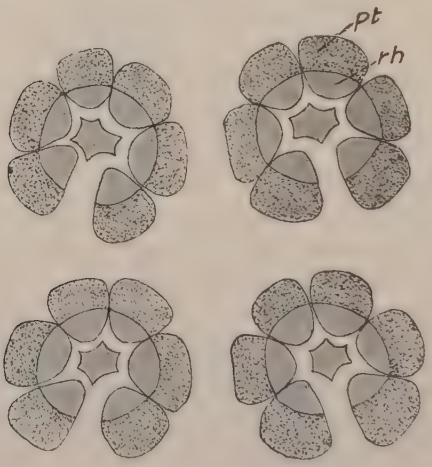
setzt, grenzen die percipierenden Elemente eng an: die Ommen, die in ihrer Gesamtheit die Retinula ausmachen, die »Nervenbündelschicht« und das erste (periphere), zweite und dritte (centrale) Opticusganglion.

Jedes Omma besteht aus acht Sehzellen. Grenacher hat bei *Notonecta glauca* deren nur sieben nachzuweisen vermocht. Von Arthropodenfacettenaugen mit acht Sehzellen in jedem Omma waren ihm nur die der Hymenopteren und Cicaden bekannt. Auf das Vorhandensein von acht Sehzellkernen macht Claparède in seiner »Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden« im Jahre 1859 zum erstenmal in der Literatur aufmerksam: »Gleichwohl ist bei *Sphinx euphorbiae* der Ursprung des Nervenstabes aus mehreren Zellen an einer Ansammlung von Kernen zu erkennen, die etwas oberhalb von der prismatischen Anschwellung regelmäßig angetroffen werden. Diese Kerne sind acht an der Zahl, wie man es bei starker Vergrößerung mit Sicherheit erkennen kann.« Die Ansicht, daß die Achtzahl der Sehzellen in jedem Omma die ursprüngliche ist und daß die Siebenzahl — wie sie Grenacher und Carrière mit nur wenigen Ausnahmen angeben — durch Rudimentärwerden der achten Zelle, durch Reduktion, zustande kommt, bricht sich mehr und mehr Bahn. Nachdem es Hesse gelungen ist, bei einer ganzen Reihe von Arthropoden die Achtzahl der Sehzellen in jedem Omma mit Sicherheit festzustellen, kommt er schließlich zu dem Satze, daß »weiteres Suchen noch mehr Anhaltspunkte dafür bringt, daß die Achtzahl der Sehzellen die ursprüngliche ist, die Siebenzahl auf Reduktion beruht«. (Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. 1901.) Daß Hesse die Verhältnisse richtig beurteilt, geht zunächst aus den 7 Jahre später erscheinenden »Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer« Kirchhoffers hervor, der zu dem Resultate kommt: »Die Retinula besteht aus acht Sehzellen.« Nur ein Jahr später erscheinen: »Die Facettenaugen der Dipteren« Dietrichs und bestätigen die Behauptung Hesses und Kirchhoffers vollauf. Durch meine Untersuchungen an *Notonecta glauca* — wie an den andern von mir untersuchten im Wasser lebenden Wanzen, was später noch auszuführen sein wird — dürften die Angaben Hesses, Kirchhoffers und Dietrichs eine weitere Stütze finden. Zu der gleichen Zeit, als ich diese Untersuchungen im Zoologischen Institut der Universität anstellte, studierte W. Johnas ebendaselbst den Bau der Facettenaugen der Lepidopteren. Auch Johnas erkennt die Achtzahl der Retinulazellen im allgemeinen an, vermag jedoch in drei Fällen die interessante Tatsache nachzuweisen, daß Ommen mit sogar zehn

Sehzellen vorkommen, nämlich bei *Lycaena icarus*, *Chrysophanus hippothoe* und *Botis verticalis*.

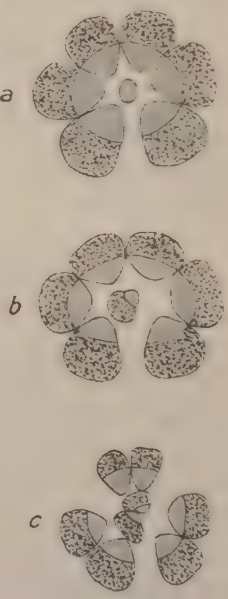
Grenacher hat bei *Notonecta glauca* sieben Sehzellen in jedem Omma nachgewiesen, von denen sechs im Kreise um die siebente stehen. In der Tat sind sechs Sehzellen ungefähr kreisförmig angeordnet. Der Kreis ist jedoch nicht ganz geschlossen. In der Mitte dieses an einer Stelle offenen Kranzes der sechs Sehzellen stehen zwei weitere, die von unten her, von der Basalmembran aus, sich in die oberen einschieben.

Die Basalmembran oder Membrana fenestrata, die aus der Basalmembran der embryonalen Hypodermiszellen hervorgegangen ist, liegt der Cornea genau konzentrisch, grenzt die Retinula gegen den Ganglienapparat ab und ist für den Durchtritt



Textfig. 2.

Querschnitt durch die Ommatidien von *Notonecta glauca* in Höhe *a* von Fig. 2. S. I, 1/12 Immers.



Textfig. 3.

Querschnitt durch ein Ommatidium von *Notonecta glauca* in Höhe *a*, *b* und *c* von Fig. 2. L. III, 7.

der Nerven, die vom Ganglion kommen und in die Ommatidien gehen, mit feinen Löchern, Foramina membranae fenestratae, versehen.

Die sechs oberen Sehzellen sind morphologisch nicht gleichwertig. Die größten sind die »Torzellen«, d. h. die Zellen, die an den Enden des offenen Kranzes stehen. Die nächst größten sind die Nachbarzellen und die kleinsten demzufolge die den »Torzellen« gegenüberstehenden (Textfig. 2). Auch die sich von unten her einschiebenden Zellen sind nicht gleichwertig (vgl. Textfig. 3). Das Rhabdomer der siebenten Zelle reicht distal fast bis zum Beginn der Retinula; der

pigmentierte Teil der Zelle ist nicht so gut entwickelt. Die achte Zelle trägt noch stärkere Zeichen der Rudimentation. Sie ist auffallend klein. Immerhin lassen sich auch an ihr noch deutlich die zwei für die Sehzellen des aconen Facettenauges typischen Teile unterscheiden: der pigmentierte und pigmentfreie Teil oder der Rhabdomerträger und das Rhabdomer selbst.

Im pigmentierten Teil jeder Sehzelle liegt der Zellkern. Die Sehzellkerne haben ovale Form, sind relativ groß, führen reichlich Chromatin und lassen sich auf Quer- und Längsschnitten leicht nachweisen, sofern die Präparate für diesen Zweck genügend entpigmentiert sind (s. Fig. 2). Noch besser sichtbar sind die Kerne im »Dunkelauge«, um den Ausdruck Exners zu gebrauchen. Das Dunkelauge, dessen Mitte der Retinula frei von jedem Pigment ist — von »Dunkel- und Lichtauge« wird später noch eingehend gesprochen werden —, zeigt die acht Sehzellkerne in aller Deutlichkeit. Sechs dieser Kerne liegen der Cornea zu und zwei — und das sind die Kerne der Zellen, die sich von der Membrana fenestrata aus in den oberen Kranz der andern Sehzellen einschieben — der Basalmembran zu.

Grenacher hat also die allerdings Zeichen der Rudimentation tragende achte Sehzelle übersehen. Desgleichen hat er nicht beobachtet, daß die Ommen im dorsalen Teil des Auges anders angeordnet sind als im ventralen. Im dorsalen Teil liegt das »Tor« proximal-dorsal und im ventralen Teil proximal-ventral, also gerade entgegengesetzt, so daß wir es mit zwei spiegelbildlich gleichen Hälften zu tun haben. Eine der eben besprochenen ähnliche asymmetrische Anordnung der Sehzellen jedes Ommas im dorsalen und ventralen Teil des Auges hat zuerst Dietrich beschrieben. Als er in seiner Arbeit auf die bei den Dipteren »konstante asymmetrische« Anordnung der Sehzellen jedes Ommas — ich habe sie nur bei *Notonecta glauca* konstatieren können — zu sprechen kommt, gibt er seiner Verwunderung darüber Ausdruck, daß das von ihm zuerst erwähnte Faktum noch nicht eher in der Literatur betont worden sei. Ich kann Dietrich in dieser Beziehung nur beistimmen, denn auch bei *Notonecta glauca* ist es wie bei den Dipteren, »ein Moment, das sich beim Studium der Retinula geradezu aufdrängt«. Der asymmetrischen Anordnung der Ommen im ventralen und dorsalen Teil des Auges möchte ich eine Bedeutung in physiologischer Hinsicht nicht beimessen. Auch ich sehe — wie Dietrich — diese asymmetrische Anordnung an als das zufällige Resultat organogenetischer Prozesse.

Weist die asymmetrische Anordnung der Ommen im dorsalen und

ventralen Teil des Auges schon auf eine Differenzierung des *Notonecta*-Auges in ein Doppelauge hin, so sind hierfür noch drei weitere Belege anzuführen, die sich aus einem Längsschnitt durch das Auge (s. Fig. 1) sozusagen ablesen lassen, bislang aber in der Literatur nicht konstatiert worden sind, selbst von GRENACHER nicht. Im dorsalen Teil des Auges zeigt das Pigment der Nebenpigmentzellen eine typisch braune Farbe, im ventralen eine intensiv purpurrote. Eine scharfe Grenze zwischen den beiden Teilen zu ziehen, ist nicht möglich, im Gegenteil, das braune Pigment geht ganz allmählich in das purpurrote über. Das Pigment der Zellen, die mit ihren Kernen der Membrana fenestrata direkt aufsitzen, ist im dorsalen Teil des Auges viel spärlicher vorhanden als im ventralen. Aber auch hier lassen sich die beiden voneinander verschiedenen Bezirke nicht abgrenzen. Drittens endlich stehen die Ommatidien im dorsalen Teil des Auges viel weiter auseinander als im ventralen. Der ventrale Teil des *Notonecta*-Auges ist also anders differenziert als der dorsale, und zwar im männlichen wie im weiblichen Geschlecht. Wie bei *Notonecta glauca*, so habe ich auch bei keiner andern Wasserwanze irgend einen — auch nicht den kleinsten — Unterschied finden können zwischen dem Auge des Männchens und dem des Weibchens. Die Frage, weshalb hat der dorsale Teil des *Notonecta*-Auges seine Charaktere gewahrt und weshalb ist der ventrale Teil differenziert, soll mit allen ihren Nebenfragen im physiologisch-biologischen Teil dieser Arbeit ihre Antwort finden.

Im Längsschnitt betrachtet, repräsentiert das *Notonecta*-Omma die Form einer Keule. Die kolbenförmige Verdickung des Ommas liegt der Spitze des Kristallzellengebildes eng an. Proximal verjüngt sich das Omma, läuft aber nicht etwa direkt spitz zu, sondern sitzt in immerhin noch ziemlich breitem Umfange der Basalmembran auf. Die Ommen sind der ganzen Länge nach stark pigmentiert. Besonders intensiv ist die Pigmentanhäufung nahe der Vitrella und nahe der Membrana fenestrata. Der mittlere Teil der Retinula ist nicht so stark pigmentiert. Dieses Faktum findet leicht seine Erklärung. Die sechs oberen Sehzellen sind an ihrem distalen Ende am stärksten, folglich muß auch hier die Pigmentanhäufung beträchtlich sein. In die oberen sechs Sehzellen schieben sich von unten her, von der Basalmembran aus, die beiden andern Sehzellen ein. Diese sind in ihrem proximalen Teil am besten entwickelt, demzufolge direkt oberhalb der Membrana fenestrata eine starke Pigmentanhäufung. Das intracelluläre Pigment der Sehzellen ist feinkörnig. Das Pigment der Nebenpigmentzellen und der Zellen, die mit ihren Kernen der Basal-

membran eng aufliegen, ist grobkörniger als das intracelluläre Retinulapigment, aber auch noch feinkörnig im Verhältnis zu dem Pigment der Hauptpigmentzellen.

Außer dem Pigment habe ich innerhalb der Retinula noch eine außerordentlich große Zahl von unregelmäßig geformten, bald größeren, bald kleineren Körpern nachweisen können. Diese Körper färben sich mit Eisenfärbung nach HEIDENHAIN intensiv schwarz und sind in hohem Grade lichtbrechend. Allem Anschein nach handelt es sich — dieser Ansicht ist auch GRENACHER — um Fettansammlungen.

Die Neben- und Retinapigmentzellen, bilden regelrechte Scheiden um die einzelnen Ommatidien, so daß jedes Omma nur von dem ihm zugehörigen Kristallzellengebilde Licht empfangen kann und das Zustandekommen eines Appositionsbildes gesichert ist. Ob im aconen Auge der Wasserwanzen unter Umständen auch Superpositionsbilder entstehen können, darüber soll im letzten Kapitel dieser Arbeit gesprochen werden.

Zwischen den Pigmentscheiden der einzelnen Ommatidien ist im proximalen Teil der Retinula — im distalen und zwischen den Vitrellen nicht — eine größere Zahl von Tracheen nachweisbar. Diese Tracheen entstammen den Tracheenästen, die sich in dem Raum zwischen der Membrana fenestrata und der Ganglienzellkernschicht des peripheren oder ersten Opticusganglion, in der sogenannten »Nervenbündelschicht«, in großer Zahl und reicher Verzweigung ausbreiten. Die Tracheen müssen, um zwischen die einzelnen Ommatidien zu gelangen, durch die Basalmembran in das Auge im engeren Sinne distal eintreten. Mir ist es jedoch nicht möglich gewesen, eine solche Durchtrittsstelle einer Trachee durch die Membrana fenestrata in die Retinula nachweisen zu können. »Ihr (der Tracheen) Durchtritt durch die Membran«, so führt DIETRICH aus, »ist nur an wenigen Stellen zu beobachten, und dabei zeigt sich, daß sie unmittelbar danach ihrer Chitinspirale verlustig gehen und daß nur eine äußerst dünne Lamelle wie ein Handschuhfinger vorwärts geschoben wird.« Während sich unterhalb der Basalmembran an den Tracheen stets die drei für sie typischen Bestandteile unterscheiden lassen, Hülle, Kern und Chitinspirale, sind an den Tracheen innerhalb der Retinula — wie bei den Dipteren — Chitinspiralen nicht zu beobachten. Wenn auch die zwischen den einzelnen Ommatidien gelegenen Tracheen nicht regelmäßig angeordnet sind — für viele Arthropoden ist das Gegenteil bekannt —, so möchte ich doch der Ansicht GRENACHERS nicht beipflichten, der auf eine Besprechung der Tracheen innerhalb des Auges nicht eingeht, weil

»sie mit dem Sehorgan als solchem direkt nichts zu tun haben und ihr Vorkommen und Verhalten äußerst wechselnd ist«. Da die Tracheen in mehr als einem Punkte für das Auge von Bedeutung sein können, werde ich auf das unregelmäßige und relativ spärliche Vorkommen von Tracheen im Auge von *Notonecta* — wie auch der andern noch zu beschreibenden Hemipteren — im physiologisch-biologischen Teile dieser Arbeit ausführlich zurückkommen.

2. *Ranatra linearis.*

Bei der Beschreibung des Auges von *Notonecta glauca* sagte ich schon, daß Grenacher außer der eben genannten Wasserwanze auch noch *Ranatra* und *Nepa* untersucht hat, aber den Bau dieser drei Augen bis auf »untergeordnete Differenzen in Größe usw.« so übereinstimmend gefunden hat, daß er nur das Auge von *Notonecta glauca* eingehend schildert. Da ich bei meinen Untersuchungen dieser drei Augen zu dem Ergebnis gelangte, daß sie durchaus nicht nur in untergeordneten Merkmalen sich unterscheiden, möchte ich zunächst das Auge von *Ranatra linearis* eingehend beschreiben.

Betrachten wir das eben genannte Auge auf einem Längsschnitt, so fällt uns zunächst die fast kugelige Form dieses Auges auf (s. Fig. 4). Die beiden Kugelhälften sind streng voneinander zu scheiden. Der dorsale Teil des Auges ist bei weitem größer als der ventrale. Im dorsalen Teil sind die Ommatidien dicht aneinander gedrängt, während sie im ventralen Teil relativ weit auseinander stehen. Das Pigment der Nebenpigmentzellen im dorsalen Teil zeigt eine typisch gelbe Farbe, im ventralen ist es purpurrot.

Das Pigment der Zellen, die das Retinapigment führen, ist im dorsalen Auge in viel reicherem Maße vorhanden als im ventralen. Während sich bei *Notonecta glauca* der dorsale Teil des Auges vom ventralen nicht streng abgrenzen läßt, kann man im Auge von *Ranatra linearis* eine scharfe Scheide zwischen Dorsal- und Ventralteil ziehen. Das Auge von *Ranatra* ist ein typisches Doppelauge. Das Dorsalauge ist bei weitem mehr differenziert als das Ventralauge, also gerade entgegengesetzt den Verhältnissen im *Notonecta*-Auge, in dem der ventrale Teil besser differenziert ist als der dorsale. Eine Erklärung für dies eben beschriebene und so seltsam klingende Faktum werde ich im physiologisch-biologischen Teil meiner Arbeit geben.

Ein zweites Moment, das sich jedem, der sich überhaupt je mit dem Studium des Facettenauges beschäftigt hat, geradezu aufdrängen muß, ist das Verhalten der Pigmentzellen, die direkt oberhalb der Basal-

membran liegen. Während sie im Auge von *Notonecta* der ganzen Länge des Auges der Membrana fenestrata mit ihren Kernen aufliegen, ist dies bei *Ranatra* nicht der Fall. Die Retinapigmentzellen sitzen der Basalmembran dorsal und ventral nur ein Stück auf, dann aber weichen sie in einer gegen die Membran offenen Kurve aus (s. Fig. 4). Der höchste distale Punkt dieser Kurve liegt genau auf der idealen Scheide zwischen dem Dorsal- und Ventralauge. Auch für dieses Faktum werde ich im physiologisch-biologischen Teil meiner Abhandlung eine Erklärung geben.

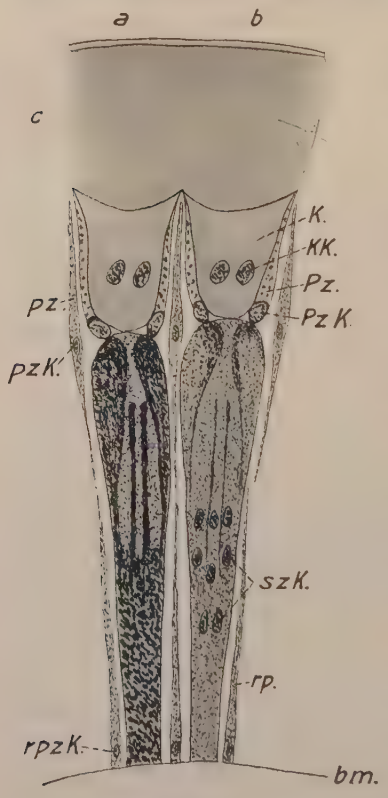
Ist das Auge von *Ranatra linearis* in toto betrachtet in seinem Bau durchaus verschieden von dem von *Notonecta glauca*, so sehen wir auch bei der Untersuchung der einzelnen das Auge zusammensetzenden Teile, daß verschiedene von ihnen anders geformt und anders angeordnet sind als bei *Notonecta glauca*.

Die Cornea von *Ranatra* (s. Textfig. 4) ist außerordentlich stark entwickelt und läßt deutlich zwei Schichten unterscheiden. Die äußere, heller gefärbte ist winzig im Verhältnis zu der innern, auffallend stark entwickelten, dunkleren. Die Cornea ist plankonvex und läßt den Chitinlamellenaufbau deutlich erkennen.

Die vier Kristallzellen und die beiden sie umgebenden Hauptpigmentzellen sind genau so gebaut und angeordnet wie bei *Notonecta*. Anders die Nebenpigmentzellen. Ihre Form ist zwar die der *Notonecta*-Nebenpigmentzellen, Spindelform; aber ihre Anordnung ist eine andre. Während bei *Notonecta* 18 Nebenpigmentzellen um jedes Ommatidium stehen, von denen zwölf zu je zwei benachbarten Ommatidien angehören, während die übrigen sechs je drei benachbarte Ommatidien begrenzen, hat bei *Ranatra linearis* jedes Ommatidium seinen eignen Kranz von Nebenpigmentzellen. Um jedes Ommatidium sind zwölf Nebenpigmentzellen in Kreisform angeordnet (s. Fig. 5). Daß ein Ommatidium seinen eignen Kranz von Nebenpigmentzellen hat, ist ein in der Literatur — soweit ich sie überblicke — bislang noch nicht erwähntes Faktum. Noch im Jahre 1901 sagt Hesse in seinen »Unter suchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren«: »Die Nebenpigmentzellen sind in ihrer Zahl wechselnd; ich möchte betonen, daß man sie den einzelnen Ommen nicht zurechnen kann, sie sind indifferente Zellen, die zwischen den Ommen stehen, aber nicht etwa so, daß jedes Omma seinen eignen Kranz von Pigmentzellen hätte.« Wie bei *Ranatra linearis*, so habe ich noch bei zwei andern Wasserwanzen, *Nepa cinerea* und *Corixa Geoffroyi* — was später noch geschildert werden wird — deutlich für jedes Ommatidium einen eignen

Kranz von Nebenpigmentzellen nachweisen können. Der Satz Hesses von den interstitiellen Nebenpigmentzellen der Ommatidien läßt sich nach den eben geschilderten — beziehungsweise bei *Nepa* und *Corixa* noch zu beschreibenden — Fakten nicht mehr in seiner ganzen Tragweite aufrecht erhalten.

Die Kerne der Nebenpigmentzellen liegen auffallend tief, in der Höhe, in der die noch zu schildernden, von der Basalmembran herkommenden beiden Sehzellen distal enden. Jedes *Ranatra*-Omma hat die Form einer Keule und setzt sich aus acht Sehzellen zusammen. An jeder dieser Sehzellen können wir die beiden für sie typischen Teile unterscheiden, den pigmentierten und den pigmentfreien. Sechs Sehzellen sind in Kreisform angeordnet und liegen distal, während sich die beiden andern Sehzellen von der Basalmembran aus in den Kreis der oberen sechs Zellen einschieben, also proximal gelegen sind. Die sechs distalen Sehzellen sind morphologisch gleichwertig; von den beiden proximalen gilt das gleiche. Sind die letzteren auch nicht so mächtig entwickelt als die ersteren, so tragen sie doch durchaus keine Zeichen der Rudimentation. Die Rhabdomere der proximalen Zellen sind genau so gut entwickelt als ihre pigmentierten Teile, während wir doch an der siebenten Sehzelle von *Notonecta glauca* haben konstatieren können, daß hier das Rhabdomer ungleich besser ausgebildet ist als der pigmentierte Teil der Zelle.



Textfig. 4.

Zwei Einzelommatidien aus dem Auge von *Ranatra linearis*. S. III, 5.

Die Existenz der acht Sehzellen in jedem Omma läßt sich auf Quer- und Längsschnitten (s. Fig. 5 u. Textfig. 4) in aller Deutlichkeit nachweisen. Auf Längsschnitten sehen wir an Präparaten, deren Pigment durch ein chemisches Reagens nur mäßig zerstört ist, starke

Pigmentansammlungen im kolbenförmigen, distalen Ende des Ommas und im proximalen Ende, also oberhalb der Membrana fenestrata. Außerdem aber können wir noch, schon bei schwacher Vergrößerung, beobachten, wie sich, aus der basal gelegenen Pigmentanhäufung kommend, in der Mitte des Ommas zwei Pigmentstränge in das distale Pigment einschieben. Das sind die pigmentierten Teile der an der Basalmembran beginnenden beiden proximalen Sehzellen. Die eben erwähnten zwei Pigmentstränge sind schon bei so schwacher Vergrößerung wahrnehmbar, daß sie in das Übersichtsbild (s. Fig. 4) des Auges mit eingezeichnet werden müssen, wenn es überhaupt Anspruch auf Genauigkeit und Richtigkeit erheben will.

An stark entpigmentierten Längsschnitten (s. Textfig. 4*b*) sind die acht Kerne der Sehzellen in jedem Omma deutlich nachweisbar. Der Lage der Sehzellen entsprechend liegen sechs ihrer Kerne distal und zwei proximal. Die Kerne der distalen Sehzellen liegen ungefähr in der Mitte des Ommas, die der proximalen — wie schon gesagt — ein wenig proximal hiervon.

Auch auf Querschnitten läßt sich die Anordnung der Sehzellen recht gut erkennen (s. Fig. 5). Hier sehen wir, daß die beiden proximalen Sehzellen sich in den Kranz der distalen Zellen sozusagen einpressen. Es darf uns daher nicht wundernehmen, daß die zwei von der Basalmembran herkommenden Zellen auf Querschnitten die Form eines regulären Sechsecks zeigen. Daß die beiden proximalen Sehzellen zusammen Sechseckform annehmen, erklärt sich auf rein mechanischem Wege, genau wie das Faktum, daß nur die Cornealinsen polygonale Form zeigen, die an benachbarte anstoßen. (Die am Rande der Cornea gelegenen Linsen sind bekanntlich an ihrer Außenseite rund.)

Die sechs distalen Sehzellen stehen kreisförmig, so daß jede der Zellen einen Kreissektor mit abgerundeter Spitze bildet. Es kann also die Form der zwei sich einschiebenden proximalen Zellen — wenn wir die hier obwaltenden Druckverhältnisse bedenken — keine andre als Sechseckform sein.

3. *Hydrometra palustris.*

Wie das Auge von *Ranatra linearis*, so ist auch das von *Hydrometra palustris* ein typisches Doppelauge, das beiden Geschlechtern, Männchen und Weibchen, in gleicher Weise zukommt.

Wiewohl das Ventralauge kleiner ist als das Dorsalauge, ist es doch das besser differenzierte. In ihm stehen die Ommatidien dicht aneinander gedrängt, im Dorsalauge stehen sie in relativ weiten

Abständen voneinander entfernt. Während bei *Ranatra* die Nebenpigmentzellen im Dorsalauge gelbes und im Ventralauge rotes Pigment aufweisen, sind die Nebenpigmentzellen im *Hydrometra*-Auge dorsal und ventral mit Pigment gleicher, brauner Tinktion ausgestattet. Auch die Quantität des Pigmentes ist in den Nebenpigmentzellen bei *Hydrometra* dorsal und ventral die gleiche, anders in den Retinapigmentzellen. Diese Zellen sind im ventralen Auge viel reicher mit Pigment versehen als im dorsalen. Die Farbe des Pigmentes der Retinapigmentzellen ist dorsal und ventral gleich, braun.

Das zweite Moment, das bei dem Studium des *Ranatra*-Auges auffällt, ist das seltsame Verhalten der Pigmentzellen oberhalb der Membrana fenestrata, die dorsal und ventral nur ein Stück der Basalmembran aufsitzen, ihr aber dann in einem zu offenen Bogen ausweichen, dessen höchster distaler Punkt genau auf der idealen Scheide zwischen dem Dorsal- und Ventralauge liegt. Das Abrücken der Pigmentzellen von der Basalmembran finden wir bei *Hydrometra* zum Extrem ausgebildet. Keine einzige der Pigmentzellen, die im *Notonecta*-Auge der Membrana fenestrata direkt aufsitzen und im *Ranatra*-Auge wenigstens zum Teil, liegt im *Hydrometra*-Auge mit ihrem Kern der Basalmembran auf. In einem zu ihr offenen Bogen weichen sie ihr aus. Im *Ranatra*-Auge hat dieser Bogen ungefähr die Form einer Parabel, im *Hydrometra*-Auge weist er — an dem einen Ende der Membran beginnend und an dem andern aufhörend — einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast auf, zwischen welchen beiden die Kurve ein Stück fast parallel der Basalmembran verläuft. Ihren höchsten distalen Punkt erreicht die Kurve in dem Augenblick, in dem sie, von der Ventralseite des Auges kommend, dorsal umbiegt und so den ersten Knick des Bogens beschreibt (s. Fig. 6). Dieser höchste distale Punkt der Kurve liegt wie bei *Ranatra* so auch bei *Hydrometra* genau auf der idealen Scheide zwischen dem Ventral- und Dorsalauge. Von dem eben erwähnten Knick an läuft die Kurve ein gut Stück der Basalmembran fast parallel, um dann schließlich, im lateral-dorsalen Teil des Auges einen zweiten Knick ausführend, wieder der Membrana fenestrata zuzustreben.

Während bei den bisher beschriebenen Wasserwanzen und später noch zu schildernden die Ommatidien im dorsalen und ventralen Teil des Auges dieselbe Länge besitzen, sind die ventral stehenden Ommatidien im Dorsalauge von *Hydrometra* ungleich länger als all die andern (s. Fig. 6). Fig. 7 *a* gibt ein Ommatidium aus dem ventralen Teil des Dorsalauges wieder, Fig. 7 *b* ein nicht im genannten Teil stehendes. Aus den beiden Abbildungen ist ersichtlich, daß ein Ommatidium

einschließlich der zugehörigen Corneafacette, das nicht im ventralen Teil des Dorsalauges steht, genau so groß ist als das Omma eines Facettengliedes, das eben in besagter Region des Auges liegt. Bedenkt man ferner, daß die Vitrella eines Ommatidiums aus dem ventralen Teil des Dorsalauges beinahe dreimal so lang ist als das Kristallzellengebilde eines andern, nicht in diesem Bezirk des Auges gelegenen Facettengliedes, so resultiert hieraus, daß ein Ommatidium aus dem ventralen Teil des Dorsalauges um ein Beträchtliches länger ist als ein solches, das nicht im besagten Teile steht.

Dadurch, daß die ventral stehenden Ommatidien des Dorsalauges, also die central gelegenen des Gesamtauges, bedeutend länger sind als ihre Nachbarommatidien, macht das Auge von *Hydrometra palustris*, auf dem Längsschnitt in toto betrachtet, den Eindruck der Dreiteiligkeit: Ventral- und Dorsalauge, letzteres aus dorsaler und ventraler Region bestehend. Das Faktum, daß die central gelegenen Ommatidien im Facettenauge eine Verlängerung erfahren können, wobei es sich nicht nur um eine Differenzierung zum Doppelauge zu handeln braucht, hat bereits Dietrich bei *Laphria flava* nachgewiesen.

Dadurch, daß sich die ventral stehenden Ommatidien im Dorsalauge so außerordentlich langgestreckt haben, hat ein Teil der Kristallzellkerne seine ursprüngliche Lage aufgeben müssen. Während sonst die Kerne der Vitrella in einer Ebene liegen, sind zwei Kerne der Kristallzellen im ventralen Teil des Dorsalauges tiefer, d. h. mehr distal als die beiden andern gelegen. Dies in die Tieferücken der zwei Zellkerne erklärt sich also auf rein mechanischem Wege. Die Ommatidien haben sich in der Längsrichtung kräftig entwickelt, und bei dieser Entwicklung ist eben ein Teil, die Hälfte der Vitrellakerne in der Längsrichtung verlagert und in die Tiefe gerückt.

Die Differenzierung zu einem Doppelauge, das seltsame Verhalten der Retinapigmentzellen und die beträchtliche Länge der ventralstehenden Ommatidien des Dorsalauges, das alles sind Momente, die uns sofort auffallen müssen, zumal das an letzter Stelle angeführte. Denn gerade durch dieses Moment erhält das acone *Hydrometra*-Auge ein außerordentlich schlankes Aussehen. Wir werden, wenn wir das Auge von *Hydrometra* in toto auf einem gut geführten Längsschnitt betrachten, unwillkürlich an das eucone Auge erinnert mit seinen — im Verhältnis zu den Vitrellen — schlanken Kristallkegeln und seinen schlanken Ommen. Studieren wir den anatomischen Bau des *Hydrometra*-Auges näher, so werden wir bei der Betrachtung der Nebenpigmentzellen von neuem an das eucone Auge denken. Bei *Hydrometra*

sind um jedes Ommatidium sechs Nebenpigmentzellen in Form eines sechszackigen Sternes gruppiert, so daß je eine Zelle drei Ommatidien angehört. Es ist dies dasselbe Bild, wie es so typisch und durchgehend bei sämtlichen Lepidopteren, den Tag- und den Nachtschmetterlingen, auftritt. Die Kerne der spindelförmigen Nebenpigmentzellen liegen in der Höhe der Vitrellakerne (s. Fig. 8).

Wie bei *Notonecta glauca* und *Ranatra linearis*, so setzt sich auch bei *Hydrometra palustris* jedes Omma aus acht Sehzellen zusammen, von denen sechs distal und zwei proximal gelegen sind. Die sechs distalen Zellen sind — wie bei *Ranatra* — in Kreisform angeordnet und morphologisch gleichwertig (s. Fig. 9). In diesen Kreis der sechs distalen Sehzellen schieben sich von der Basalmembran aus die beiden morphologisch gleichwertigen proximalen Zellen ein. An ihnen sind die nicht pigmentierten Teile weit besser entwickelt als die pigmentierten. Während die letzteren nur halbe Ommalänge besitzen, lassen sich die Rhabdomere der beiden proximalen Zellen distal fast bis zum distalen Retinulaende verfolgen. Daß Querschnitte in Höhe des distalen Retinulaendes einen weiten freien Raum zwischen den sechs distalen Sehzellen und den Rhabdomeren der beiden proximalen Zellen erkennen lassen (s. Fig. 9), ist offenbar auf Schrumpfungserscheinungen der Gewebe zurückzuführen. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegen die zwei proximalen Zellen den sechs distalen eng an.

Auf Längsschnitten (s. Fig. 7) sind von der Cornea aus gerechnet sechs Sehzellkerne im ersten und zwei weitere im dritten Viertel der Retinula gelegen. In den proximalen wie in den distalen *Hydrometra*-Sehzellen sind demzufolge die Kerne im distalen Teil der Zelle gelegen.

4. *Nepa cinerea.*

Das *Nepa*-Auge ist das dritte — die beiden andern sind die von *Notonecta* und *Ranatra* — von GRENACHER untersuchte Wasserwanzenfacettenauge. Da ich das *Nepa*-Auge in mehr als einem Punkt durchaus verschieden von dem *Notonecta*- und *Ranatra*-Auge gebaut gefunden habe, will ich es, sofern wesentliche morphologische Abweichungen den andern beiden Augen gegenüber bestehen, eingehend besprechen.

So typisch wie bei *Ranatra linearis* und *Hydrometra palustris* ist die Differenzierung des Auges ins Doppelauge bei *Nepa cinera* nicht (s. Fig. 10). Immerhin läßt es sich sehr wohl nachweisen, daß der dorsale Teil des *Nepa*-Auges besser differenziert ist als der ventrale. Das Dorsalauge von *Nepa* macht beinahe drei Viertel des gesamten Auges aus. Die Ommatidien stehen im dorsalen Teil des Auges viel

enger aneinander als im ventralen, und auch die optische Isolierung der einzelnen Facettenglieder, bewerkstelligt durch das Pigment der Neben- und Retinapigmentzellen, ist dorsal besser als ventral. Die Pigmentzellen des gesamten *Nepa*-Auges führen braunes Pigment. Im Dorsalauge sind die Neben- und Retinapigmentzellen viel stärker mit Pigmentkörnchen ausgestattet als im Ventralauge, und so läßt sich eine genaue Grenze zwischen Dorsal- und Ventralteil des Auges ziehen im Gegensatz zu *Notonecta*. Im Auge dieses Tieres geht — wie früher gezeigt — das rote Pigment der Nebenpigmentzellen des Ventralauges ganz allmählich über in das braune des Dorsalauges, und die intensive Pigmentierung der ventralen Retinapigmentzellen nimmt dorsal ganz allmählich ab. Anderseits läßt sich die ideale Scheide zwischen Dorsal- und Ventralauge bei *Nepa cinerea* nicht auch noch dadurch markieren, daß etwa die Retinapigmentzellen, wie bei *Ranatra* und *Hydrometra*, der Membrana fenestrata in einem zu ihr offenen Bogen dorsal und ventral ausweichen, und daß dann der höchste distale Punkt der erwähnten Kurve gerade auf die Dorsal- und Ventralauge trennende Linie zu liegen kommt. Wie bei *Notonecta*, so liegen auch bei *Nepa* die Retinapigmentzellen der Basalmembran in ihrer vollen Ausdehnung, ventral und dorsal, mit ihren kugeligen Kernen auf (s. Fig. 10).

Ein zweites morphologisches Moment, das das gesamte Auge von *Nepa* betrifft und physiologisch sicher von großer Bedeutung ist, ist die außerordentlich kräftige Entwicklung der Cornea und die damit verbundene auffallende Verkleinerung des Kristallzellengebildes. Wie bei all den andern Wasserwanzen, so haben wir auch bei *Nepa* an der Cornea zwei Schichten zu unterscheiden, eine äußere, hellere und eine innere, dunklere. Die Cornea von *Nepa* ist nach außen leicht konvex gewölbt über jedem Facettengliede, nach innen außerordentlich konvex, so daß sich die Cornea zapfenförmig in das Kristallzellengebilde eines jeden Ommatidiums einschiebt. Wir haben, analog den Befunden Kirchhoffers bei pentameren Käfern, eine mit Fortsätzen, Processus corneae, versehene Cornea vor uns (s. Fig. 11). Dadurch, daß sich in das Kristallzellengebilde eines jeden Ommatidiums ein Processus corneae einschiebt und komprimierend auf das Plasma der Vitrella wirken muß, bekommen die Kristallzellgebilde ein plumpes Aussehen. Auf Längsschnitten hat es zuweilen den Anschein, als füllten die Kerne der Kristallzellen beinahe den ganzen Raum der Vitrella aus. Das plumpe Aussehen der Kristallzellengebilde wird noch unterstützt durch die auffallend mächtige Entwicklung der Hauptpigmentzellen, deren Pigmentkörnchen wie bei den andern Wasserwanzen kugelig und in regulären

Querreihen angeordnet sind. Schon im Verhältnis zur *Notonecta*-Vitrella ist das Kristallzellengebilde von *Nepa* plump gebaut zu nennen, in wieviel höherem Maße im Verhältnis zu der so grazil geformten Vitrella von *Hydrometra*. Während wir bei Betrachtung eines Längsschnittes durch das *Hydrometra*-Auge mit seinen schlanken Vitrellen und seinen schlanken Ommen an das eucone Auge erinnert werden, haben wir es in dem Auge von *Nepa* mit dem gerade entgegengesetzten Extrem zu tun. Das *Nepa*-Auge ist kein typisch acones, es repräsentiert vielmehr eine Übergangsform vom aconen zum pseudoconen Auge.

Wie bei *Ranatra linearis*, so hat auch bei *Nepa cinerea* jedes Facettenglied seinen eignen Kranz von Nebenpigmentzellen (s. Fig. 12). Um jedes Ommatidium sind zwölf Nebenpigmentzellen kreisförmig angeordnet. Die Kerne dieser Nebenpigmentzellen sind oval und liegen in Höhe der Hauptpigmentzellkerne, zuweilen ein wenig tiefer, in Höhe des distalen Retinulaendes.

Wie bei den andern vorher beschriebenen Wasserwanzen besteht auch bei *Nepa* jedes Omma aus acht Sehzellen, sechs distal und zwei proximal gelegenen. Die sechs distalen Sehzellen bilden einen Kreis, in dem sich die beiden proximalen von der Basalmembran aus einschieben. Von den distalen Sehzellen sind zwei Paar morphologisch gleichwertig. Diese beiden Paare stehen sich gegenüber; zwischen ihnen liegen die ungleich größeren, beiden andern Sehzellen. Die letzteren sind ungefähr doppelt so groß als die ersteren (s. Fig. 12). Die ovalen Kerne der sechs distalen Sehzellen liegen an der Stelle, an der die proximale Hälfte des Ommas ihren Anfang nimmt. Wiewohl die beiden proximalen Sehzellen ungefähr nur ein Drittel so groß sind als die distalen, lassen sich an ihnen doch sehr wohl die für jede Sehzelle des aconen Auges typischen zwei Teile unterscheiden, der pigmentierte und der pigmentfreie. Die beiden proximalen Sehzellen sind morphologisch gleichwertig. Ihre Kerne, die gleich denen der andern Sehzellen ovale Form haben, liegen am distalen Ende der Zellen.

5. *Naucoris cimicoides.*

Während das Auge von *Notonecta* auf dem Längsschnitt fast langgestreckt erscheint, das Auge von *Hydrometra* und *Nepa* eine mehr oder minder stark gewundene Kurve beschreibt und das Auge von *Ranatra* beinahe kugelig ist, gleicht das Auge von *Naucoris cimicoides* auf dem Längsschnitt einer flachen Schale. Die Ommatidien in ihrer Gesamtheit sitzen der inneren Begrenzungslinie der Cornea fast eben auf (s. Fig. 13).

Wie bei den früher beschriebenen Wasserwanzen, so ist auch bei *Naucoris* eine Differenzierung ins Doppelauge deutlich nachweisbar. Was den Grad der Differenzierung anbetrifft, so möchte ich *Naucoris* mit *Notonecta* auf die gleiche Stufe stellen. Während bei *Notonecta* und *Hydrometra* der ventrale Teil des Auges der differenziertere ist, ist es bei *Naucoris*, in Übereinstimmung mit *Ranatra* und *Nepa*, der dorsale. In ihm stehen die Ommatidien enger zusammen als im ventralen. Auch die optische Isolierung der einzelnen Facettenglieder ist im dorsalen Auge besser als im ventralen. Während das Pigment der Neben- und Retinapigmentzellen im dorsalen Teil des Auges purpurrot ist, hat es im ventralen Teil eine typisch braune Farbe. Jedoch läßt sich — genau den Verhältnissen bei *Notonecta* entsprechend — eine scharfe Grenze zwischen dem purpurroten und braunen Pigment nicht ziehen. Das rote Pigment geht ganz kontinuierlich über in das braune. Auch was die Quantität der einzelnen Pigmentkörnchen in den Zellen anbetrifft, sind die Neben- und Retinapigmentzellen des dorsalen Augenteils denen des ventralen nicht gleich. Die Pigmentzellen im Dorsalauge enthalten bei weitem mehr Pigmentkörnchen als die im Ventralauge.

Bei der Betrachtung des *Naucoris*-Längsschnittes drängt sich uns noch ein zweites Moment sofort auf. Bei den bisher beschriebenen Wasserwanzen haben wir die Basalmembran der Cornea stets konzentrisch — oder wenigstens fast konzentrisch — laufend gesehen, bei *Naucoris* ist dies nicht der Fall. Sie beschreibt einen, wenn auch minimalen, der Cornea zu offenen Bogen. Dieser ist mit seiner geringen Krümmung natürlich nicht entfernt etwa mit der Kurve zu vergleichen, in der z. B. bei *Ranatra* ein Teil der Retinapigmentzellen der Membrana fenestrata ausweichen. Die Krümmung der Basalmembran von *Naucoris* ist klein, immerhin aber so groß, daß die Ommatidien, die den mittleren Partien der Membrana fenestrata aufsitzen, deutlich länger erscheinen als ihre Nachbarommatidien. Der am meisten proximal gelegene Punkt der Basalmembran liegt im dorsalen Teil des Auges, ein wenig dorsal von der Mediane des Gesamtauges. Bei dem Studium des einzelnen Facettengliedes aus dem *Naucoris*-Auge erkennt man, daß dieses in seinem morphologischen Aufbau dem von *Nepa cinerea* außerordentlich nahe steht. Haben wir schon in *Nepa* den Repräsentanten einer Übergangsform vom aconen zum pseudoconen Auge gesehen, so haben wir im *Naucoris*-Auge das Extrem vor uns. Das *Naucoris*-Auge ist eine Übergangsform vom aconen zum pseudoconen Auge, wie wir sie uns typischer kaum vorstellen können (s. Fig. 14).

Die Cornea ist geradezu gewaltig entwickelt. Von ihrem distalsten bis zu ihrem proximalsten Punkte gemessen ist sie genau ein halbmal so lang wie das ihr zugehörige Omma mit der Vitrella. Wie bei den vorher geschilderten Corneae, so lassen sich auch bei der Cornea von *Naucoris* deutlich zwei Schichten unterscheiden. Die äußere, hellere ist winzig im Verhältnis zu der inneren, dunkleren, die einen wohlentwickelten Fortsatz, Processus corneae, in jedes einzelne, von einer mächtigen, von den beiden Hauptpigmentzellen gebildeten, Pigmenthülle umgebene Kristallzellengebilde entsendet.

Erhält das *Naucoris*-Auge schon durch seine gewaltig entwickelte Cornea und seine relativ kleinen, von außerordentlich starken Pigmenthüllen umgebenen Vitrellen ein plumpes Aussehen, so wird dieses noch erhöht durch die auffallend kurz und breit gebauten Ommen. Das *Naucoris*-Omma verjüngt sich proximal nur um weniges; es ist an seinem proximalen Ende fast so breit wie an seinem distalen.

Wie bei den andern Wasserwanzen, so setzt sich auch bei *Naucoris* jedes Omma aus acht Sehzellen zusammen. Von diesen sind sechs distal und zwei proximal gelegen. Die sechs distalen Sehzellen sind in Kreisform angeordnet und morphologisch gleichwertig. In diesen geschlossenen Kranz der sechs distalen Sehzellen schieben sich von der Basalmembran aus die gleich großen beiden proximalen Sehzellen ein. Die letzteren sind relativ klein; ihre Länge beträgt nur den dritten Teil der Ommalänge (s. Fig. 14). Trotzdem lassen sich an ihnen sehr wohl pigmentierter und pigmentfreier Teil in gleich guter Entwicklung nachweisen.

Wie bei *Ranatra* und *Nepa*, so hat auch bei *Naucoris* jedes Ommatidium seinen eignen Kranz von Nebenpigmentzellen. Um jedes Ommatidium sind 18 Nebenpigmentzellen in Kreisform angeordnet (s. Fig.15). Die Kerne dieser Zellen liegen in Höhe der Kristallzellenkerne.

6. *Corixa Geoffroyi.*

Wenn ich nicht zuerst *Notonecta glauca* eingehend untersucht und demzufolge von ihr Zeichnungen angefertigt hätte, die auch für die andern Wasserwanzen — cum grano salis — Geltung haben, so würde ich die Beschreibung des Auges von *Corixa Geoffroyi*, die nunmehr den Schluß des ersten Kapitels des morphologischen Teiles dieser Arbeit bildet, an die Spitze desselben gestellt haben. Denn das Auge von *Corixa* ist der Typus des aconen Auges, ohne die geringste Differenzierung ins Doppelauge aufzuweisen.

Während das Auge von *Notonecta*, *Nepa* und *Naucoris* in ihrem

anatomischen Bau die Tendenz erkennen lassen, sich in ein Ventral- und Dorsalauge zu differenzieren, und *Ranatra* und *Hydrometra* typische Doppelaugen besitzen, ist bei *Corixa* im männlichen wie im weiblichen Geschlecht der dorsale Teil des Auges genau so gebaut wie der ventrale. In beiden Teilen stehen die einzelnen Facettenglieder in gleich großen Abständen voneinander entfernt (s. Fig. 16). Das Pigment der Neben- und Retinapigmentzellen — die letzteren liegen mit ihren rundlichen Kernen der Basalmembran in ihrer vollen Ausdehnung auf — ist im dorsalen und ventralen Teil des Auges gleicher Tinktion: prächtig purpurrot. Auch die Quantität der Pigmentkörnchen in den einzelnen Zellen ist dorsal und ventral durchaus die gleiche. So steht also das Auge von *Corixa Geoffroyi* als Typ des aconen Auges ohne jede Differenzierung zu einem Doppelauge zu sämtlichen andern vorher beschriebenen Wasserwanzenaugen im Gegensatz.

Wenn ich auf den dioptrischen Apparat von *Corixa Geoffroyi*, der, abgesehen von untergeordneten Größedifferenzen, dem der andern Wasserwanzen durchaus gleich gebaut ist, mit wenigen Worten eingehe, so geschieht es lediglich darum, um am Schlusse des ersten Kapitels des morphologischen Teiles dieser Arbeit das zu rekapitulieren, was wir vom dioptrischen Apparat des aconen Auges wissen: die Cornea ist aus einzelnen Chitinlamellen aufgebaut und läßt deutlich zwei Schichten erkennen, eine dünne, helle und eine dicke, dunkle. Der Tinktion entsprechend ist die äußere Schicht — was die Konsistenz anbetrifft — die widerstandsfähigere. Der Cornea liegen proximal die Vitrellen mit ihren — den Semperschen Kernen im euconen Auge homologen — Kernen eng an. Die einzelnen Kristallzellengebilde sind von einer Pigmenthülle umgeben, die von den beiden Hauptpigmentzellen gebildet wird, die mit den Corneagenzellen der Crustaceen zu homologisieren sind. Die Kerne der Hauptpigmentzellen liegen lateral der Spitze des Kegels, den das Plasma der vier Kristallzellen bildet. Die Zahl und Anordnung der Nebenpigmentzellen ist bei *Corixa* genau so wie bei *Notonecta*. Um jedes Facettenglied stehen 18 Nebenpigmentzellen, von denen zwölf je zwei benachbarten Ommatidien angehören und die übrigen sechs je drei benachbarte Ommatidien begrenzen. Die Kerne der Nebenpigmentzellen sind länglich und nur um weniges tiefer gelegen als die Kerne der Kristallzellen.

Zwar ist die Zahl der Sehzellen in jedem Omma bei *Corixa* genau die gleiche wie bei den andern Wasserwanzen, aber ihre Anordnung ist eine andre. Während im Omma von *Notonecta* und den andern beschriebenen Hemipteren sechs Zellen distal und zwei proximal liegen,

sind bei *Corixa* vier distal und vier proximal angeordnet (s. Fig. 17). Die vier distalen Sehzellen sind besser entwickelt als die vier proximalen; sie sind länger und auch dicker. Die vier distalen Zellen bilden einen offenen Kranz, an dessen Enden die größten Zellen stehen. Wie bei *Notonecta*, so sind auch bei *Corixa* die Nachbarzellen der beiden »Torzellen« die zweitgrößten. Den offenen Kranz der vier distalen Zellen schließen die in ihn von der Membrana fenestrata aus eindringenden vier proximalen Zellen. Auch diese sind morphologisch nicht gleichwertig. Während zwei von ihnen ungefähr drei Viertel Länge des Gesamtommas besitzen und dicker sind, sind die beiden andern ein wenig kürzer und dünner. Die Kerne der vier distalen Sehzellen liegen am Ende des distalen Drittels des Ommas, die der vier proximalen am Ende des proximalen Drittels (s. Fig. 18).

B. Die Innervation der Retinula und die Ganglien.

Im Jahre 1869 hat Max Schultze in seiner Arbeit »Über die Nervenendigung in der Netzhaut des Auges bei Menschen und Tieren« eine treffende Definition für den Vorgang des Sehens im weitesten Sinne unter Ausschluß der psychischen Parallelvorgänge gegeben: »Sehen ist die Umwandlung derjenigen Bewegung, auf welcher das Licht beruht, in eine andre Bewegung, die wir Nervleitung nennen.« Das Sehen im tierischen Organismus bewerkstelligen die für diesen Zweck eigens angelegten und typischen Sehzellen. »Allen Sehorganen, die wir mit Sicherheit als solche kennen, ist ein Bestandteil gemeinsam: das sind die recipierenden Sinneszellen, die Sehzellen. Die Sehzellen sind stets primäre Sinneszellen, d. h. jede Zelle steht in ununterbrochenem Zusammenhange mit einer Nervenfaser, die ein Fortsatz dieser Zellen ist.« (Hesse 1908.) Abgesehen von dem Farbensehen — ein Kapitel, über das die Akten durchaus noch nicht geschlossen sind — haben wir Hell-, Dunkel-, Richtungs-, Bewegungs-, Entfernungs- und Form- oder Bildsehen zu unterscheiden. Im Facettenauge können — je nach der Lage des Pigments — Appositions- und Superpositionsbilder entstehen. Welche Art von Bild aber auch im Facettenauge zustande kommen mag, so steht doch das eine fest, es wird stets von primären Sinneszellen, von den Sehzellen recipiert. Bei sämtlichen Wasserwanzen ließen sich — wie aus dem ersten Kapitel des morphologischen Teiles dieser Arbeit ersichtlich ist — in jedem Omma acht Sehzellen nachweisen. Diese Achtzahl der Sehzellen ist ja auch entwicklungsmechanisch leicht begreiflich. Durch dreimalige Zweiteilung der Urzelle sind in jedem Omma acht Zellen entstanden, ein Faktum,

auf das in der neueren Literatur vielfach hingewiesen worden ist (Hesse, Kirchhoffer, Dietrich). An jeder dieser Sehzellen sind bei dem aconen Auge der im Wasser lebenden Wanzen stets zwei Teile streng voneinander zu unterscheiden: der pigmentierte und der pigmentfreie Teil. Der letztere repräsentiert auf Längs- und Querschnitten eine durchaus homogene Masse und führt nach Ray Lankester auch die Benennung Rhabdomer. Verschmelzen die Rhabdomere eines Omma zu einem einheitlichen Gebilde, so spricht man von dem Zustandekommen eines Rhabdoms. Die acht Rhabdomere und die acht pigmentierten Teile der Sehzellen zusammen machen das Omma Grenachers aus. Sie repräsentieren den »Nervenstab« Leydigs und den »Sehstab« Max Schultzes. Die Ommen sind die percipierenden Elemente im Facettenauge und sind streng vom dioptrischen Apparat, der Cornea und den Vitrellen, zu unterscheiden.

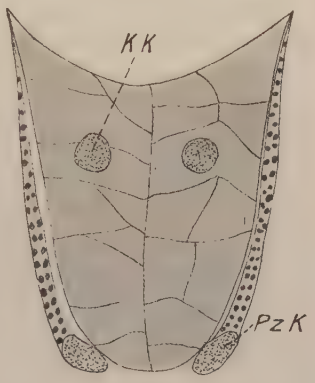
Nach Hesse sind die Rhabdomere »nichts andres als Stiftchensäume, deren Stiftchen oft zu einem einheitlichen Stab von nahezu cuticularer Konsistenz verbacken sind«. Unter den Stiftchen versteht Hesse besonders differenzierte Fibrillenenden. Dietrich konstatiert in seiner Arbeit über »Die Facettenaugen der Dipteren« die Existenz von »Ganglien«- und »Retinulafasern«. Er kommt schließlich zu dem Satze: »durch die Befunde gewinnt es an Wahrscheinlichkeit, daß bei den Dipteren nicht, wie bisher allgemein für die Insekten angenommen wurde, ein und dieselbe Nervenfaser von der Retinulazelle direkt nach dem Gehirn verläuft, sondern daß die Reizleitung vom Ommatidium aus zunächst nur bis zum äußeren Opticusganglion erfolgt, daß dort eine gesetzmäßige Umordnung der Fasern einer Retinula stattfindet und daß von da aus andre Fasern die Nervleitung nach dem Gehirn übernehmen.« Soweit es die von mir angewandten einfachen Methoden gestatteten, habe ich mich bemüht, zu ergründen, in welcher Beziehung Rhabdomer, Stiftchensaum, Ganglien- und Retinulafaser zueinander stehen. Leider mußte ich jedoch sehr bald einsehen, daß meine Untersuchungen, die Innervation der Retinula betreffend, nicht von Erfolg begleitet sein sollten. Selbst bei Benutzung von Kompensationsocular 18, 1/16 Ölimmersation und Apochromaten (System Zeiss, Jena) ist es mir nicht gelungen, die durch die Foramina der Membrana fenestrata in die Ommatidien eintretenden Nervenfasern innerhalb der Retinula nachweisen zu können, nicht einmal an Präparaten, die nur 2 μ dick und fast vollkommen entpigmentiert waren, ohne daß sie dabei etwa wesentlich geschrumpft oder gar maceriert gewesen wären. Ich habe weder die Retinulafaser Dietrichs, noch die

Stiftchensäume Hesses sehen können. Nur das eine habe ich mit Sicherheit konstatieren können, daß in jedes Omma der Zahl der Sehzellen entsprechend acht Nervenfasern eintreten. Direkt unterhalb der Membrana fenestrata kann man diese acht Nervenfasern innerhalb der sie gemeinsam umgebenden Hülle deutlich getrennt liegen sehen.

Als ich die Präparate von *Hydrometra palustris* auf die Innervation der Retinula hin prüfte, fiel mir innerhalb einer jeden der sechs distalen Sehzellen ein Gebilde auf, das — soweit ich die Literatur überblicke — bislang noch nicht beschrieben worden ist. Dieses Gebilde liegt central im plasmatischen Teil der Sehzellen und hat auf dem Querschnitt die Form eines Stäbchens mit knopfartiger Anschwellung. Auf dem Längsschnitt erscheint es als heller Streifen, der am distalen Ende einer jeden der sechs distalen Retinulazellen beginnt und sich bis zur Basalmembran herunter deutlich verfolgen läßt. Auf dem Querschnitt (s. Fig. 9) sehen wir der knopfartigen Anschwellung des Stäbchens central im pigmentierten Teil einer jeden der sechs distalen Sehzellen ein Gebilde gegenüber liegen von der Form, wie sie sie Fig. 9 veranschaulicht. Eine Verbindung des Stäbchens mit dem Gebilde im pigmentierten Teil der Sehzelle habe ich nicht nachweisen können, anderseits habe ich ebensowenig eine scharfe Grenze ziehen können zwischen den beiden eben beschriebenen Gebilden. Der zwischen ihnen liegende Bezirk bietet ein durchaus verschwommenes Bild dar. Das Stäbchen mit der knopfartigen Anschwellung im plasmatischen Teil einer jeden der sechs distalen *Hydrometra*-Sehzellen ist von hohem Lichtbrechungskoeffizienten und hat vielleicht die Bestimmung — wie auch Herr Professor Held, der mir einen trefflichen Zeiss-Apochromaten zur Verfügung stellte, es nicht für ausgeschlossen hält — lichtsammelnd zu wirken. Ich gedenke, noch in der nächsten Zeit diesbezügliche Untersuchungen anstellen zu können und behalte mir demzufolge eine weitere Veröffentlichung hierüber vor.

Am Schlusse des ersten Teiles von dem Kapitel, das von der Innervation der Retinula und den Ganglien handelt, sei es mir noch gestattet, auf ein Moment einzugehen, das nur indirekt in diesen Abschnitt meiner Abhandlung gehört. Als ich an einem *Notonecta*-Präparat, das zweimal 24 Stunden in der von Grenacher angegebenen Entpigmentierungsflüssigkeit gelegen hatte, den Bau der Vitrella studierte, wurde ich lebhaft an die im Jahre 1886 veröffentlichten "Eyes of Molluscs and Arthropods" Pattens erinnert. Schon 10 Jahre nach dem Erscheinen dieser Arbeit bezeichnet sie Chun in seiner »Atlantis« als »Blendfeuerwerk«. Hesse kommt 1901 zu dem Schluß,

daß Patten gut daran getan hätte, wenn er »mit weniger Aufwand überlegenen Triumphierens sein bescheidenes Ergebnis — er wies nämlich als erster Corneagenzellen bei Decapoden nach — in ein bebescheidenes Gewand gekleidet hätte«. Wenn ich trotzdem noch einmal auf die Pattensche Arbeit zurückkomme, so tue ich es, lediglich um zu zeigen, was Patten vielleicht als Nervenfibrillen im dioptrischen Apparat Grenachers angesprochen hat. Betrachtet man eine Vitrella, deren Pigmenthülle mit Hilfe eines chemischen Reagens zerstört worden ist, die aber trotzdem in ihrer Plasmastruktur — abgesehen von minimalen Schrumpfungen — nicht verletzt ist, so sieht man auf dem Längsschnitt die Plasmagrenzen der vier Kristallzellen intensiv gefärbt längs verlaufend. Außerdem beobachtet man noch Linien, die die schon erwähnten kreuzen (s. Textfig. 5). Bei meinen Hämalaunpräparaten sind sie tiefblau gefärbt und können so bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck von Nervenfibrillen vortäuschen. Offenbar hat Patten theoretischen Vorstellungen zuliebe diese Konturen und sich kreuzende Linien als Nervenfibrillen gedeutet, so daß er in dem Kapitel "Vision in the Compound Eye" zu dem Satze kommt: "A series of cross nerve-fibrillae can be traced in the crystalline cone or in the place, where the cone should be, when it is absent, exactly similiar to those nerve endings in the rods, or percipient elements, of all other animals."



Textfig. 5.

Vitrella von *Notonecta glauca* im Längsschnitt, die Plasmastruktur der Kristallzellen zeigend. S. III, 1/12 Immers.

Eine dünne, chitinöse, für den Durchtritt von Nerven und Tracheen durchlöcherte Membran, die aus der Basalmembran der embryonalen Hypodermiszellen hervorgegangen ist, grenzt als Boden das Auge gegen das Gehirn zu ab. Von dieser Membrana fenestrata aus ziehen, der Anzahl der Ommatidien entsprechend, aus denen sich das Auge zusammensetzt, Nervenbündel zum Centralhirn. Die Partie von der Basalmembran bis zur Ganglienzellkernschicht des peripheren oder ersten Opticusganglion ausschließlich möchte ich mit dem Namen »Nervenbündelschicht« belegen. Dadurch bekunde ich schon äußerlich, daß ich den besagten subocularen Raum als der Retina, dem Facettenauge im engeren Sinne, zugehörig betrachte und ihn nicht — im Gegensatz zu Haller z. B. — als einen Teil des peripheren Ganglions

betrachte. Die »Nervenbündelschicht« als einen Teil der Retina selbst anzusehen, halte ich mich für durchaus berechtigt, in Übereinstimmung mit Berger, Claus, Loven, Rádl und Dietrich. Bei den Wasserwanzen sind die den Ganglienapparat aufbauenden Elemente »durchaus nicht so subtiler Struktur und schließen sich durchaus nicht zu so einer verwirrenden Menge gleichartiger Elemente von geringsten Dimensionen zusammen, daß ihre gegenseitigen Beziehungen schwer festzustellen wären« (wie bei den Dipteren), so daß wir sehr gut unterscheiden können, wie weit die Retina reicht und wo das eigentliche Opticusganglion beginnt. Wiewohl ich die Ansicht Bergers teile, daß die »Nervenbündelschicht« dem Facettenauge im engeren Sinne zuzurechnen ist, werde ich es vermeiden, doch die alte Nomenklatur (Sehstab-, Nervenbündel-, Körner-, Molecular- und Ganglienzellenschicht) beizubehalten. Sie ist meiner Ansicht nach viel zu kompliziert und nur dazu angetan, eine an sich klar liegende Tatsache zu verwirren. Ich habe im Laufe meiner Untersuchungen die Überzeugung gewonnen, daß viele der früheren Autoren die Ganglien für viel komplizierter gebaut halten, als sie es in Wirklichkeit sind. So kann ich es mir beispielsweise nicht erklären, wie Rádl an einem einzigen Ganglion (am zweiten Opticusganglion von *Aeschna grandis*) nicht weniger als 18 Schichten, verschieden in Dicke und Tinktion erkennen kann. Die »Nervenbündelschicht« erstreckt sich von der Basalmembran bis zur Ganglienzellkernschicht des peripheren Ganglions. Innerhalb dieses Bezirkes sehen wir der Anzahl der das gesamte Auge aufbauenden Ommatidien entsprechend Nervenbündel aus den Foramina der Membrana fenestrata austreten und radiär angeordnet auf direktem Wege, also ohne jede Kreuzung, zum peripheren Ganglion ziehen. Konzentrisch laufende Nervenfasern habe ich innerhalb der Nervenbündelschicht nicht nachweisen können. (Für einige andre Arthropodenaugen ist es bekannt.) Die von der Retinula kommenden Nervenbündel gehen teils völlig getrennt voneinander, teils Anastomosen untereinander bildend, zu größeren Bündeln vereinigt, zum ersten Opticusganglion. Die Nervenbündel sind von einer deutlich wahrnehmbaren Hülle umgeben (s. Fig. 19). Während die Kerne der Zellen, die diese Hülle bilden, langgestreckt sind, haben die Kerne der Nervenfasern selbst rundliche, fast kugelige Form. Zwischen den Nervenbündeln innerhalb der »Nervenbündelschicht« können wir eine große Zahl von Tracheen nachweisen. An allen diesen Tracheen sind die drei für sie typischen Teile zu unterscheiden: die Matrix, der Kern und die Chitinspirale. Außer den Tracheen finden wir in der »Nervenbündelschicht«

noch eine Menge von Blut- und Stützzellen vor. Die Stützzellen besitzen einen kleinen Körper und kurze Fortsätze, die sich nicht verästeln, dünn und starr sind, oder schwach gewunden verlaufen. Die Kerne der Stützzellen sind im Verhältnis zum Zellkörper auffallend groß, haben ovale Form und führen außerordentlich viel Chromatin. Die in der »Nervenbündelschicht« in reicher Zahl vorhandenen Blutzellen sind wohl entwickelt, und ihre Kerne sind bald von einem hellen und bald von einem dunklen Plasmahof umgeben. Die Kerne, die im dunklen Plasma eingebettet sind, sind chromatinarm, die andern chromatinreich, ein Faktum, für das ich eine Erklärung nicht zu geben vermag.

Die von der »Nervenbündelschicht« proximal gelegenen drei Opticusganglien sind von einer Membran umgeben (s. Fig. 20). Diese ist kräftig entwickelt, bindegewebigen Charakters und weist in ihrem Innern kleine, vorzüglich längliche, zuweilen auch rundliche Zellkerne auf. Diese eben charakterisierte Membran liegt dem Ganglienapparat nicht eng an, und so darf es uns nicht wundernehmen, daß der proximale Teil der »Nervenbündelschicht« von ihr durchzogen wird.

Im Gegensatz zu den Vertebratenganglien, deren Zellkerne stets central gelegen sind, sind im Arthropodenganglion die Zellkerne stets peripher angeordnet. Auf geeigneten Schnitten (s. Fig. 20) sehen wir, daß die Ganglienzellkerne des zweiten Ganglions am kleinsten und am dichtesten angeordnet sind. Die Kerne des peripheren und centralen Ganglions sind ungefähr zwei- bis dreimal so groß als die des zweiten Ganglions und liegen viel weiter auseinander als die letzteren. Die Ganglienzellkerne eines jeden Ganglions sind nicht durchgehend gleich groß und sind in verschiedenen Ebenen gelegen.

Bei sämtlichen von mir untersuchten Wasserwanzen hat das periphere Ganglion Nierenform; das zweite Ganglion hat die Gestalt eines Kegels und das centrale Ganglion ist bohnenförmig. Die konvexe Seite des ersten Ganglions ist der Membrana fenestrata zugewandt, die konkave dem zweiten Ganglion. Dieses hat, wie schon gesagt, die Form eines Kegels. Die Basis des Kegels liegt der konkaven Seite des peripheren Ganglions zu, die Spitze ist proximal gerichtet.

Nachdem die aus den Ommatidien kommenden Nervenbündel zusammen mit Tracheen, Stütz- und Blutzellen die »Nervenbündelschicht« gebildet haben, durchsetzen sie die Ganglienzellkernschicht des peripheren Ganglions — innerhalb derer ebenso wie innerhalb der Zellkernschichten der beiden andern Opticusganglion vereinzelt Blutzellen nachzusweisen sind —, den ganzen Komplex der Zellkerne in

eine Anzahl Einzelkomplexe teilend, das Ganglion selbst. Im peripheren Ganglion sind die einzelnen Nervenbündeln voneinander getrennt. Ehe die Nerven vom ersten Ganglion in das zweite eintreten, kommt es zu einer Nervenkreuzung, zu einem Chiasma nervorum opticorum (s. Fig. 20). Die aus dem ventralen Teil des ersten Ganglions kommenden Nervenfasern laufen dorsal, treten also in den dorsal gelegenen Teil des zweiten Ganglions ein. Und umgekehrt ziehen die Nervenfasern aus dem dorsalen Teil des ersten Ganglions ventral, gehen demzufolge zu dem ventralen Teil des zweiten Ganglions. Wenn ich soeben von einem ventralen und einem dorsalen Teil des Ganglions gesprochen habe, so darf deshalb nicht angenommen werden, daß diese beiden Teile morphologisch voneinander in irgend einer Weise getrennt sind. Dorsaler und ventraler Teil des Ganglions ist in diesem Falle eine von mir willkürlich, lediglich der besseren Verständigung wegen, angenommene Bezeichnung. Die Differenzierung des Facettenauges ins Doppelauge greift bei den im Wasser lebenden Hemipteren nicht über in die Ganglien, wie dies bei einer ganzen Reihe doppeläugiger Dipteren, z. B. bei Bibioniden und Simuliiden, nachgewiesen worden ist.

Innerhalb des zweiten Opticusganglions, das die aus dem ersten Ganglion kommenden Nervenfasern allem Anschein nach unverändert durchsetzen, lassen sich die einzelnen Nervenbündel nur auf solchen Längsschnitten getrennt verlaufend sicher nachweisen, die mit Hilfe irgend eines chemischen Reagens ein wenig maceriert sind. Ehe die Nerven vom zweiten Ganglion in das dritte oder centrale eintreten, kommt es wiederum zu einem Chiasma. Dadurch, daß die Nerven vom Übertritt aus dem ersten Ganglion in das zweite und dann wieder vom zweiten in das dritte einem Chiasma unterworfen sind, erhalten sie im centralen Ganglion wieder ihre primäre Lage, d. h. die Lage, die sie innerhalb der Ommatidien, der Nervenbündelschicht und des peripheren Ganglions haben.

Bevor die Nerven vom dritten Opticusganglion in das Centralhirn eintreten, kommt es zu einer dritten Nervenkreuzung. Im Centralhirn endlich lösen sich die Nervenafsern fibrillär auf.

II. Physiologisch-biologischer Teil: Die Funktion der im morphologischen Teile beschriebenen Facettenaugen und ihre biologische Bedeutung.

Das Auge von *Corixa Geoffroyi* ist das einzige von mir untersuchte und beschriebene Wasserwanzenauge, das in seinem Bau keine Differenzierungen ins Doppelauge erkennen läßt. Bei *Corixa* stehen die Ommatidien im dorsalen wie im ventralen Teile des Auges in gleich

weiten Abständen voneinander entfernt. Das Pigment der Neben- und Retinapigmentzellen ist im dorsalen Teil des Auges in Farbe und Quantität dem im ventralen Teil durchaus gleich. Anders liegen die Verhältnisse bei den andern Wasserwanzen. *Notonecta glauca*, *Nepa cinerea* und *Naucoris cimicoides* weisen Differenzierungen zu einem Doppelauge auf, *Ranatra linearis* und *Hydrometra palustris* besitzen typische Doppelaugen, an denen in aller Deutlichkeit das Dorsalauge zu unterscheiden ist von dem Ventralauge. Da *Corixa* eine Lebensweise führt, die von der der andern Wasserwanzen nicht abweicht, können wir die Tatsache, daß das Auge von *Corixa* — im Gegensatz zu den andern Wasserwanzenfacettenaugen — keine Differenzierungen zu einem Doppelauge aufweist, biologisch nicht erklären. Ebensowenig ist eine genetische Erklärung dieses Verhaltens möglich, da die früher allgemein verbreitete Anschauung Börners, daß die Corixiden die ältesten Vertreter der Hemipteren darstellen, neuerdings von Handlirsch umgestoßen worden ist. »Diese Familie (die Corixiden) als Unterordnung allen andern Hemipteren zusammen gegenüberzustellen und noch dazu als tiefer stehende Gruppe, wie es Börner durch Errichtung der Unterordnung Sandaliorrhyncha tut, halte ich für einen systematischen Mißgriff sondergleichen. Aber das kommt davon, wenn man von vorgefaßten Meinungen ausgeht und nur ein einzelnes Merkmal, wie die Mundteile berücksichtigt.« (A. Handlirsch, 1906.)

Da allen Wasserwanzen — bis auf *Corixa*, die in den folgenden Ausführungen außer acht zu lassen ist, da sie keine Doppelaugen besitzt — Doppelaugen beiden Geschlechtern in gleicher Weise zukommen im Gegensatze z. B. zu den Ephemeriden und einem großen Teil der Dipteren, bei denen nur die Männchen Doppelaugen besitzen, kommt das Auftreten von Doppelaugen bei den im Wasser lebenden Hemipteren als Sexualcharakter nicht in Betracht. Der Trieb der Arterhaltung spiegelt sich im feineren Bau des Wasserwanzenauges nicht wieder, wohl aber das andre Grundprinzip alles organischen Lebens: der Trieb der Selbsterhaltung. Das Auftreten von Doppelaugen bei den Wasserwanzen ist biologisch leicht erklärlich. Sämtliche Wasserwanzen sind typische Raubtiere; sie ernähren sich ausschließlich von kleineren Mitbewohnern ihres Aufenthaltsortes. Der Schnabel, der sich aus dem zu Stechborsten umgewandelten Ober- und Unterkiefer und einer von der Unterlippe gebildeten Rinne, der sogenannten Schnabelscheide, die von der kurzen Oberlippe an ihrem Anfang gedeckt wird, zusammensetzt, und das erste, beziehungsweise die beiden ersten Beinpaare repräsentieren die Waffen der Wasserwanzen. Mit den Beinen ergreifen

sie ihre Opfer, mit dem Schnabel stechen sie ihre Beute an und saugen sie aus. Während bei *Nepa* und *Ranatra* nur das erste Beinpaar zum Ergreifen der Beute ausgebildet ist, sind es bei *Notonecta* die beiden vorderen. Bei *Naucoris* lassen sich an den Vorderbeiden die gebogenen Schienen in der Art eines Taschenmessers gegen die verbreiterten und verflachten, filzigen Schenkel einschlagen und bilden so das Fangwerkzeug dieses räuberischen Tieres. Neben ihrem Schnabel und ihrem Raubbeinpaar — beziehungsweise ihren zwei Raubbeinpaaren — haben die räuberisch lebenden Wasserwanzen im differenzierten Auge eine gewissermaßen dritte und nicht zu unterschätzende Waffe.

Bei *Notonecta* und *Hydrometra* ist das Ventralauge differenzierter als das Dorsalauge; von *Ranatra*, *Nepa* und *Naucoris* gilt das gerade Entgegengesetzte. Gibt uns nun die Biologie nicht die treffendste Antwort auf die Frage: weshalb ist bei *Notonecta* und *Hydrometra* das Ventralauge das differenziertere und bei den andern Wasserwanzen das Dorsalauge? Das differenzierte Auge soll dem Tiere dazu dienen, die Beute möglichst detailliert zu sehen. Erblicken nun *Notonecta* und *Hydrometra* die Beute tatsächlich mit dem differenzierten, ventral gelegenen Auge, erblicken tatsächlich die andern Wasserwanzen mit dem differenzierten, dorsal gelegenen Auge ihr Opfer? *Notonecta* ist die einzige aller Wanzenformen, die sich auf dem Rücken schwimmend fortbewegt, und *Hydrometra* ist die einzige aller Wanzenformen, die auf dem Wasser lebt. Infolgedessen muß bei *Notonecta* und *Hydrometra* das differenzierte Auge gerade entgegengesetzte Lage haben wie bei den andern Wanzenformen; es muß ventral gelegen sein. Die Differenzierung des Wasserwanzenauges in ein Doppelauge steht mit der Lebensweise der Tiere in engstem Zusammenhang.

Aus den Untersuchungen Dietrichs wissen wir, daß das Retinapigment bei Dipteren im differenzierten Auge — sei es ein Doppelauge sexualen Charakters, sei es ein Doppelauge, das beiden Geschlechtern zukommt — spärlicher auftritt, als im nichtdifferenzierten. Das Retinapigment hat mit dem Pigment der Nebenpigmentzellen zusammen die Bestimmung, die einzelnen Ommatidien optisch zu isolieren und ein möglichst scharfes Bild im Auge zu erzielen. Das Pigment kann in seiner isolierenden Funktion ersetzt werden durch Tracheen. Dies scheint bei *Syneches* z. B. der Fall zu sein, denn bei diesem Tiere sind die Tracheen in einer geradezu gewaltigen Zahl vorhanden. Anders liegen die Verhältnisse bei *Dilophus* und *Bicellaria*, bei denen trotz des Pigmentmangels Tracheen kaum nachzuweisen sind. Dietrich kommt daher zu dem Schlusse, daß bei den Dipteren sich im Auge

zwei Prinzipien widersprechen: »Die Vervollkommnung der Sehschärfe durch den dioptrischen Apparat und die teilweise Aufhebung dieses Vorteils durch Begünstigung der Bildung von Zerstreuungskreisen innerhalb der Retina.« Bei sämtlichen von mir untersuchten Wasserwanzen ist das Retinapigment im differenzierten Auge — liege es nun ventral oder dorsal — in viel reicherem Maße vorhanden als im nicht differenzierten oder »Normalauge«, wie es Dietrich nennt. Im differenzierten Auge ist die optische Isolierung, obgleich nur durch verschwindend wenige Tracheen unterstützt, eine vollkommenere als im nicht differenzierten. Im differenzierten Auge der Wasserwanzen ist ein Abirren der Lichtstrahlen und die Bildung von Zerstreuungskreisen durch die mächtige Entwicklung der Retinapigmentzellen zur Unmöglichkeit gemacht.

Noch ein zweites Moment zeigt uns, daß im Auge der Wasserwanzen die Tendenz vorhanden ist, die einzelnen Ommatidien optisch zu isolieren. Betrachten wir das Auge von *Ranatra linearis* und *Hydrometra palustris* auf dem Längsschnitt, so sehen wir, daß die Retinapigmentzellen zum Teil, beziehungsweise insgesamt, der Basalmembran in einem ihr offenen Bogen ausweichen, dessen höchster distaler Punkt genau auf der idealen Scheide zwischen dem Ventral- und Dorsalauge liegt. Wenn die Retinapigmentzellen nicht die eben beschriebene Kurve ausführen würden, würden die mittleren Teile der Ommen, die dorsal und ventral von der idealen Scheide zwischen den beiden Teilen des Doppelauges stehen, nur umrahmt von den feinen, fadenförmigen Enden der Neben- und Retinapigmentzellen. Dadurch wäre aller Wahrscheinlichkeit nach die Möglichkeit gegeben, daß ein Lichtstrahl, der unter einem bestimmten Winkel in ein ventral von der idealen Scheide des Doppelauges stehendes Ommatidium einfällt, durch Reflexion in ein dorsal von der besagten Scheide stehendes Ommatidium gelangen könnte. Und umgekehrt könnte ein Lichtstrahl aus dem Dorsalauge in das Ventralauge gelangen. Hierdurch würde natürlich das vom Auge percipierte Bild in seiner Schärfe erheblich beeinträchtigt sein. Dies wird dadurch verhindert, daß die Retinapigmentzellen dorsal und ventral von der idealen Scheide des Doppelauges der Membrana fenestrata ausweichen und mit den Nebenpigmentzellen zusammen die Ommatidien des betreffenden Bezirkes trefflich optisch isolieren, so daß es eben zur Bildung von Zerstreuungskreisen nicht kommen kann.

Im Auge der Lepidopteren und Dipteren z. B. finden wir zwischen den einzelnen Ommatidien liegend eine große Zahl von Tracheen. Bei einzelnen Tierformen sind die Tracheen regelmäßig angeordnet

um die einzelnen Ommatidien — wie bei *Oxycera* und *Pieris rapae* — und durchsetzen das Auge in seiner ganzen Ausdehnung. Diese Augen sind durch die Tracheen sozusagen pneumatisiert. Im Gegensatz hierzu stehen die Augen sämtlicher Wasserwanzen. Wiewohl sich unterhalb der Membrana fenestrata Tracheenäste in großer Zahl und reicher Verzweigung ausbreiten, können wir zwischen den Ommatidien nur wenige und durchaus irregulär angeordnete Tracheen nachweisen. Die Frage, weshalb die Facettenaugen der im Wasser lebenden Hemipteren im Gegensatz zu denen der Dipteren und Lepidopteren mit nur wenigen Tracheen ausgestattet sind, können wir leicht unter Berücksichtigung der Funktion der Tracheen innerhalb des Auges beantworten. Für das Auftreten von Tracheen innerhalb des Auges können drei Momente bestimmend sein. Zunächst können sie dazu dienen, ähnlich wie das Pigment, die einzelnen Ommatidien optisch voneinander zu isolieren. Dies Moment kommt für die Wasserwanzen nicht in Betracht. Einerseits sind die Tracheen in viel zu geringer Zahl und viel zu unregelmäßiger Anordnung im Wasserwanzenauge vorhanden, als daß sie durch ihr Zwischentreten zwischen die einzelnen Ommatidien diese wirklich optisch voneinander isolieren könnten, anderseits wird die Isolierung durch die kräftig entwickelten Neben- und Retinapigmentzellen hinreichend bewerkstelligt. Weiterhin können die Tracheen dazu bestimmt sein, das Auge, insbesondere die lichteinlassende Oberfläche, zu vergrößern, ohne daß dadurch das Gewicht der Tieres vergrößert und sein Schwerpunkt wesentlich verändert wird. Da ich zwischen den Vitrellen Tracheen nie habe nachweisen können, kommt auch dieses zweite Moment hier nicht in Betracht. Endlich können die Tracheen im Auge, wie im übrigen Körper, den respiratorischen Gasaustausch vermitteln. Und, dieses dritte physiologische Moment betrachtend, werden unsre Gedanken gelenkt auf die — Biologie. Können im Auge der im Wasser lebenden Hemipteren — nachdem die beiden ersten angeführten Momente die Existenz von Tracheen wesentlicher Funktion nicht haben erklären können — überhaupt Tracheen vorkommen, denen funktionell eine essentielle Bedeutung beizumessen ist? Bei sämtlichen im Wasser lebenden Tierformen ist der Stoffwechsel ein nicht so reger als bei den Landformen. Man muß nur einmal beobachten, in welchen Zeitabständen z. B. eine *Ranatra*, die für gewöhnlich auf dem schlammigen Boden der Gewässer sitzt, sich an die Oberfläche des Wassers begibt, um zu atmen. Das geschieht ungefähr alle 5—10 Minuten einmal, ein Zeichen eines tatsächlich reichlich reduzierten Stoffwechsels. Kann es uns da wunder-

nehmen, daß bei dem so minimalen Austausch der durch den Stoffwechsel erzeugten Gase eine nur winzig kleine Zahl von Tracheen im Auge der Wasserwanzen nachzuweisen ist? Dem eben Ausgeführten kann man noch das Faktum entgegenhalten, daß die Wasserwanzen nicht an das Wasser gebunden sind, daß sie es verlassen können. In der Tat unternehmen z. B. die Naucoriden sehr gern nächtliche Ausflüge. Aber sollten dieses Faktums wegen die Augen des Tieres dem Leben auf dem Lande mehr angepaßt sein als dem im Wasser? Das eigentliche Heim der Wasserwanzen ist — wie das der Name schon sagt — das Wasser, und dem Leben in diesem Medium haben sich auch demzufolge die Augen dieser Tiere angepaßt.

Das Moment, daß die Wasserwanzen nicht an das Wasser gebunden sind, daß sie nachts Ausflüge zu unternehmen imstande sind, spiegelt sich in der Morphologie, beziehungsweise Physiologie des Auges dieser Tiere wieder. Exner hat in seiner »Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten« die Lehre von der Pigmentwanderung im Facettenauge begründet. Da das Pigment in einem Auge, das gewisse Zeit der Dunkelheit ausgesetzt gewesen und auch in der Dunkelheit abgetötet worden ist, zum Teil eine andre Lage einnimmt als in einem Auge, das gewisse Zeit dem Sonnenlicht exponiert und auch im Sonnenlicht abgetötet worden ist, so unterscheidet Exner ein »Dunkel«- und ein »Lichtauge«. Im Dunkelauge entstehen die Superpositionsbilder, im Lichtauge die Appositionsbilder nach der im Jahre 1826 von Johannes Müller aufgestellten und jetzt fast allgemein anerkannten Theorie vom musivischen Sehen: »Die Gesamterregung entsteht durch Nebeneinanderreihen der zahlreichen, in den verschiedenen Ocellen entstehenden einheitlichen Einzelerregungen, wie sich ein Mosaikbild aus einzelnen einfarbigen Steinchen zusammensetzt.«

Zuerst hat Exner das Faktum, daß das Pigment im Dunkelauge zum Teil anders gelegen ist als im Lichtauge bei *Lampyris* konstatieren können, dann hat er noch an einer großen Reihe andrer Tiere die Pigmentwanderung im Facettenauge experimentell nachzuweisen vermocht. In der neuesten Zeit findet Exners Lehre von der Pigmentwanderung ihre Bestätigung in Kirchhoffers »Untersuchungen über die pentameren Käfer«, der bei *Geotrupes* und *Melolontha* im wesentlichen zu Ergebnissen kommt wie Exner bei *Cantharis fusca*, *Dyticus marginalis* und *Hydrophilus piceus*. Auch ich kann durch die Untersuchungen, die ich an *Notonecta glauca* und *Corixa Geoffroyi* in bezug auf die Pigmentwanderung im Auge dieser Tiere angestellt habe, nur die Resultate Exners bestätigen.

Das eine Exemplar ist 3 Stunden direkt dem Sonnenlicht ausgesetzt gewesen und auch im Sonnenlicht mit derselben Konservierungsflüssigkeit (Formol, Alkohol, Eisessig, destilliertem Wasser) abgetötet worden als das andre, das 3 Stunden der Dunkelheit exponiert gewesen und auch in der Dunkelheit getötet worden ist. Fig. 21 *a* stellt ein Ommatidium von *Notonecta glauca* aus dem Lichtauge, Fig. 21 *b* ein solches aus dem Dunkelauge dar.

Im Lichtauge ist die Retinula der ganzen Länge nach stark pigmentiert. Das Pigment der Nebenpigmentzellen erstreckt sich vom inneren Rande der zweischichtigen Cornea bis ungefähr zu der Stelle, wo das erste Drittel des Ommas sein Ende erreicht. Das Retinapigment reicht distal genau bis zu dem Punkte, wo das Pigment der Nebenpigmentzellen proximal aufhört. Das Pigment der Hauptpigmentzellen umhüllt becherförmig das Kristallzellengebilde und ist in regelmäßigen Querreihen angeordnet. So die Lage des Iris-, Retina- und Retinulapigmentes im Lichtauge. Anders im Dunkelauge. Nur das Pigment der Hauptpigmentzellen ist im Dunkelauge genau so angeordnet wie im Lichtauge. Das Pigment der Nebenpigmentzellen sammelt sich in der distalen Hälfte der Zellen an, wo die Kerne dieser Zellen gelegen sind. Die proximale Hälfte der Nebenpigmentzellen ist frei von Pigment. Ähnlich das Verhalten des Retinapigments. Die Hälfte der Retinapigmentzellen, die der Basalmembran aufliegt und den Zellkern enthält, ist intensiv pigmentiert, die andere Hälfte, die distale, weist kein Pigment auf. Das Retinulapigment konzentriert sich an zwei Punkten, am kolbenförmig verdickten distalen Ende der Retinula und an der Basis, dem proximalen Ende der Retinula, so daß die acht Sehzellkerne auf dem Längsschnitt deutlich sichtbar sind. (Bei einem nicht oder nur gering entpigmentierten Präparate sind im Lichtauge die Sehzellkerne nicht zu sehen.) Schließlich wäre noch von dem Pigment zu sprechen, das wir in den Nervenbündeln antreffen. Im Lichtauge sind diese Nervenbündel von der Membrana fenestrata an bis zur Ganglienzellkernschicht des peripheren Opticusganglions hin pigmentiert. Im Dunkelauge sammelt sich das Pigment in den Nervenbündeln direkt unterhalb der Basalmembran an, wandert also in distaler Richtung. Dadurch, daß das Pigment der Nebenpigmentzellen distal und das Retinapigment sich proximal verschiebt, entsteht im centralen Teil der Retinula zwischen den einzelnen Ommen ein pigmentfreier Raum und gestattet so — das intracelluläre Pigment der Ommatidien hat sich ja distal und proximal angesammelt, den medianen Teil des Ommas freilassend — das Zustandekommen eines

lichtstarken Superpositionsbildes, während doch sonst dadurch, daß das zwischen den Ommatidien gelegene Pigment regelrechte Scheiden um die einzelnen Ommatidien bildet und so lichtsondernd wirkt, nur Appositionsbilder zustande kommen können.

Die eben gegebene Schilderung von der Pigmentwanderung im *Notonecta*-Auge — für *Corixa* habe ich genau dieselben Verhältnisse experimentell nachweisen können — ist ein Beispiel dafür, daß das Auge der Wasserwanzen, je nachdem es der Dunkelheit oder dem Lichte exponiert ist, Superpositions- beziehungsweise Appositionsbilder aufzunehmen vermag. Am Tage werden von den Augen der Wasserwanzen vorzüglich Appositionsbilder percipiert, in der Nacht Superpositionsbilder. So sehen wir, daß auch das biologische Moment, daß die im Wasser lebenden Hemipteren nachts die Gewässer verlassen und ausfliegen, sich in der Morphologie und Physiologie des Auges dieser Tiere widerspiegelt.

Hauptergebnisse.

1) In jedem Omma sind acht Sehzellen nachweisbar, von denen — abgesehen von *Corixa Geoffroyi*, wo vier distal und vier proximal liegen — sechs distal und zwei proximal angeordnet sind.

2) Die Augen sämtlicher Wasserwanzen — nur die von *Corixa Geoffroyi* nicht — weisen im männlichen wie im weiblichen Geschlecht Differenzierungen ins Doppelauge auf.

3) Am ausgeprägtesten sind diese Differenzierungen bei *Ranatra linearis* und *Hydrometra palustris*.

4) Bei *Ranatra linearis*, *Nepa cinerea* und *Naucoris cimicoides* hat jedes Ommatidium seinen eignen Kranz von Nebenpigmentzellen.

5) Die Augen von *Nepa cinerea* und *Naucoris cimicoides* sind nicht typisch acon. Sie repräsentieren Übergangsformen vom aconen zum pseudoconen Auge.

6) Bei *Ranatra linearis* und *Hydrometra palustris* weichen die Retinapigmentzellen der Basalmembran in einem ihr offenen Bogen aus. Der am weitesten distal gelegene Punkt dieser Kurve liegt genau auf der idealen Scheide zwischen Dorsal- und Ventralauge.

7) In der Morphologie und Physiologie der Augen spiegelt sich die Biologie ihrer Träger in evidenter Weise wider. *Notonecta glauca* schwimmt auf dem Rücken, *Hydrometra palustris* bewegt sich auf dem Wasser fort. Bei den eben genannten beiden Hemipteren ist der ventrale Teil des Auges besser differenziert als der dorsale. Bei *Ranatra linearis*, *Nepa cinerea* und *Naucoris cimicoides*, die auf dem Bauche

schwimmend sich fortbewegen, ist der dorsale Teil des Auges besser differenziert als der ventrale.

8) Für *Notonecta glauca* und *Corixa Geoffroyi* ist experimentell nachgewiesen worden, daß Pigmentverschiebungen bei Belichtung und Verdunkelung eintreten.

Leipzig, Weihnachten 1909.

Literaturverzeichnis.

E. Berger, 1878, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Wien.

J. Carrière, 1885, Die Sehorgane der Tiere. München.

— 1886, Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anz. Bd. IX. Nr. 217. 230.

C. Chun, 1896, Atlantis. Zoologica. 19. Heft.

E. Claparède, 1859, Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X.

W. Dietrich, 1909, Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. S. 465.

S. Exner, 1891, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien.

H. Grenacher, 1879, Untersuchungen über die Sehorgane der Arthropoden. Göttingen.

C. W. Hahn, 1831, Die wanzenartigen Insekten. Nürnberg.

A. Handlirsch, 1907, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der recenten Formen. Leipzig.

R. Hesse, 1901, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. Hft. 3.

— 1908. Das Sehen der niederen Tiere. Jena.

O. Kirchhoffer, 1907, Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Dissertation.

K. Lampert, 1908, Das Leben der Binnengewässer. Leipzig.

F. Leydig, 1855, Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 55.

— 1864, Das Auge der Gliedertiere. Tübingen.

J. Müller, 1829, Fortgesetzte Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 55.

W. Patten, 1886, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitteilungen aus der zool. Station Neapel. VI. Bd.

— 1887, Referat. Zool. Anz. X. Jahrg.

E. Rádl, 1900, Untersuchungen über den Bau des Tractus opticus von Squilla mantis und von andern Crustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool, Bd. LXVII, S. 551—598.

Rádl, 1900, O morfologickém významu dvojitych očí u členovců. Spisů jubil. cenon Král. spol. nauk poctěnych č. 13. — Ein deutsches Referat darüber: Über die morphologische Bedeutung der Doppelaugen der Arthropoden. Zool. Zentralblatt. 9. Jahrg. Nr. 3. S. 82—83.

— 1902, Über specifische Stukturen der nervösen Centralorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXII. 1. Hft. S. 31—99.

— 1906, Étude sur les yeux doubles des Arthropods. Acta societatis Entomolog. Bohem. III.

C. Schneider, 1908, Histologisches Praktikum der Tiere. Jena.

M. Schultze, 1868, Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten.

F. Will, 1835, Beiträge zur Anatomie der zusammengesetzten Augen mit facettierter Hornhaut. Leipzig.

C. Zimmer, 1897, Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. S. 236—263.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

bm, Basalmembran;
bz, Blutzelle;
c, Cornea;
G.I, Erstes oder peripheres Opticusganglion;
G.II, Zweites Opticusganglion;
G.III, Drittes oder centrales Opticusganglion;
gzk, Ganglienzellkern;
k, Kristallzellengebilde;
kk, Kristallzellkern;
l, lichtsammelnder Körper?;
mg, Muskelgewebe;
nb, Nervenbündelschicht;
nf, Nervfaser;
P, Hauptpigmentzelle;
p, Nebenpigmentzelle;
pt, pigmentierter Teil der Sehzelle;
Pzk, Hauptpigmentzellkern;
pzk, Nebenpigmentzellkern;
rh, Rhabdomer;
rp, Retinapigment;
rpzk, Retinapigmentzellkern;
stz, Stützzelle;
szk, Sehzellkern;
tr, Trachee;
trk, Tracheenkern.

Tafel XIX und XX.

Die Abbildungen wurden teils mit einem Seibert-, teils mit einem Leitz-Mikroskop unter Zuhilfenahme des Abbéschen Zeichenapparates angefertigt.

Fig. 1. Totalbild des Auges von *Notonecta glauca*. S. III, 2.

Fig. 2. Drei Einzelommatidien aus dem Auge derselben Art im Längsschnitt. L. III, 7.

Fig. 3. Querschnitt durch die Vitrella derselben Art. S. I. 1/12 Imm.

Fig. 4. Totalbild des Auges von *Ranatra linearis*. S. I, 5.

Fig. 5. Querschnitt durch die Ommatidien derselben Art in Höhe des distalen Retinulaendes, die Anordnung der Nebenpigmentzellen veranschaulichend. S. I. 1/12 Imm.

Fig. 6. Totalbild des Auges von *Hydrometra palustris.* L. III, 3.

Fig. 7 *a* u. *b*. Zwei Einzelommatidien derselben Art im Längsschnitt. *a*, aus dem ventral gelegenen Teile des Dorsalauges und *b*, aus dem Ventralauge. S. I, 1/12 Imm.

Fig. 8. Querschnitt durch die Vitrella derselben Art in Höhe der Nebenpigmentzellkerne. S. I, 1/12 Imm.

Fig. 9. Querschnitt durch die Ommatidien derselben Art in Höhe des distalen Retinulaendes. S. III, 1/12 Imm.

Fig. 10. Totalbild des Auges von *Nepa cinerea.* S. I, 2.

Fig. 11. Zwei Einzelommatidien aus dem Auge derselben Art im Längsschnitt. S. I, 5.

Fig. 12. Querschnitt durch die Ommatidien derselben Art in verschiedener Höhe. S. I, 1/12 Imm.

Fig. 13. Totalbild des Auges von *Naucoris cimicoides.* L. I, 3.

Fig. 14. Zwei Einzelommatidien derselben Art im Längsschnitt. S. III, 1/12 Imm.

Fig. 15. Querschnitt durch die Vitrella derselben Art, die Anordnung der Nebenpigmentzellen zeigend. S. III, 1/12 Imm.

Fig. 16. Totalbild des Auges von *Corixa Geoffroyi.* S. III, 2.

Fig. 17. Querschnitt durch den mittleren Teil der Ommatidien derselben Art, das Sich-Einschieben der proximalen Sehzellen veranschaulichend. S. I, 1/12 Imm.

Fig. 18. Zwei Einzelommatidien derselben Art im Längsschnitt. S. I, 5.

Fig. 19. Partie aus der Nervenbündelschicht von *Notonecta glauca.* S. I, 5.

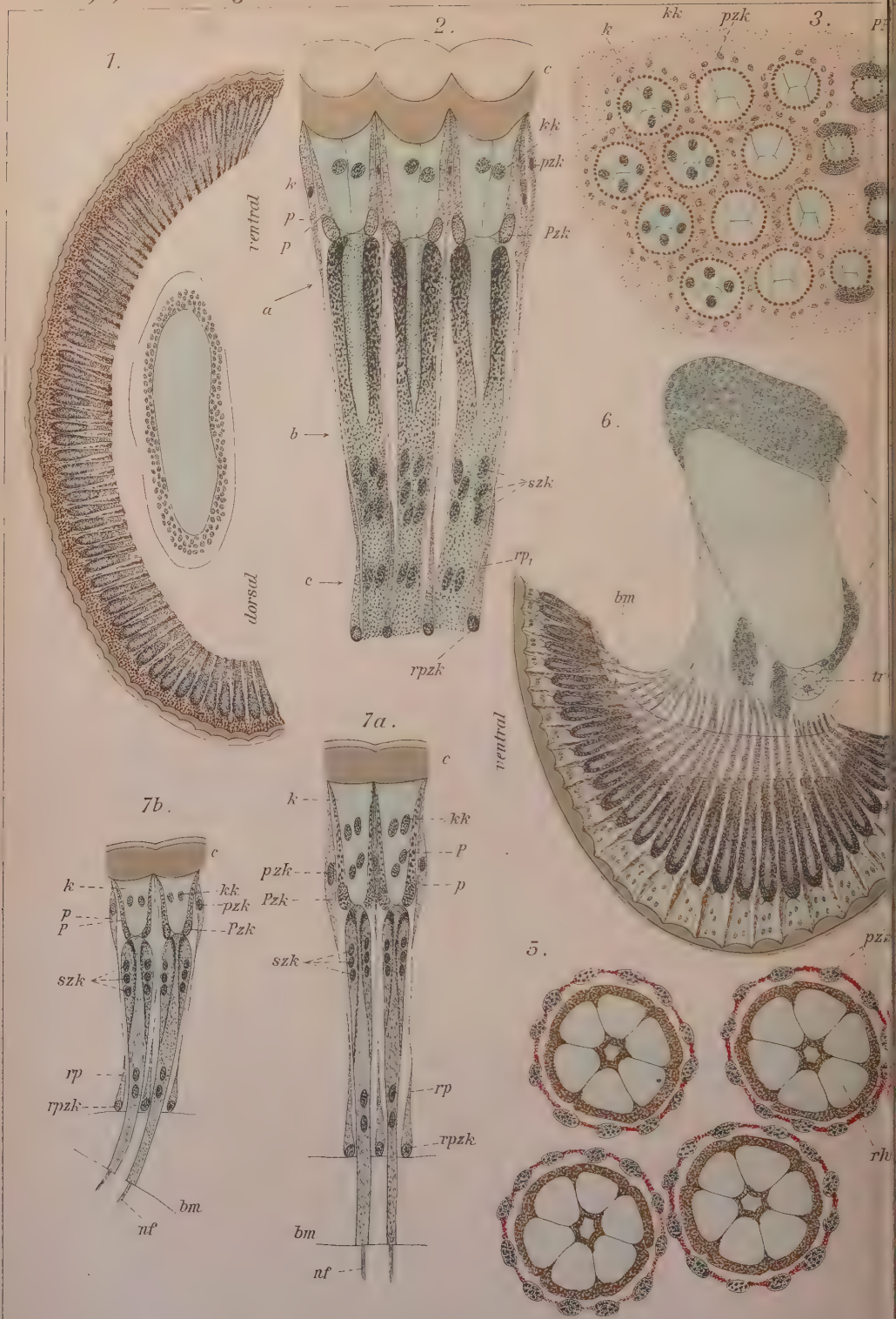
Fig. 20. Längsschnitt durch den Ganglienapparat von *Notonecta glauca.* S. I, 5.

Fig. 21 *a* u. *b*. Zwei Ommatidien von *Notonecta glauca* auf dem Längsschnitt. *a*, in Licht-, *b*, in Dunkelstellung. L. III, 7.

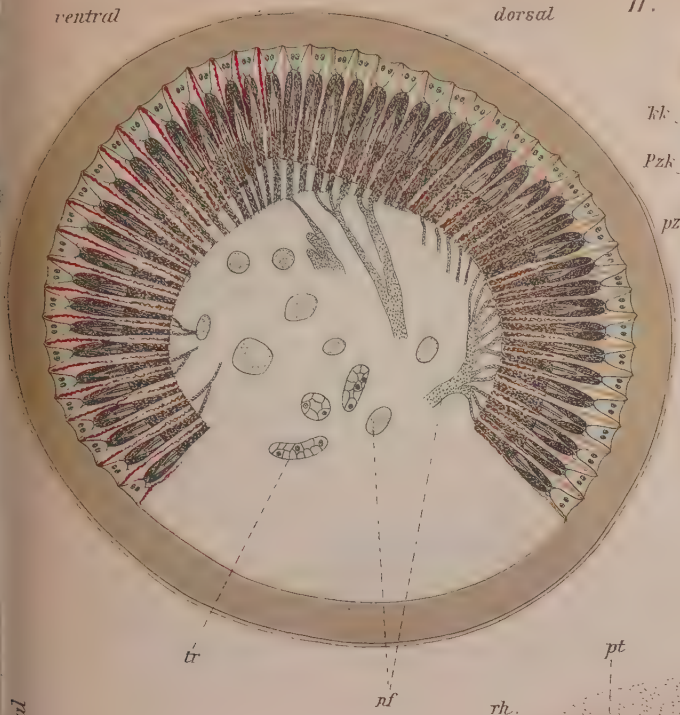
Vita.

Ich, Wilhelm Richard Kurt Bedau, ev. Konfession, bin am 18. Januar 1886 zu Magdeburg als Sohn des Prokuristen Adolf Bedau geboren. Von Ostern 1892 bis Ostern 1895 besuchte ich die »Vorbereitungsschule« meiner Vaterstadt, hierauf das Realgymnasium daselbst, das ich Michaelis 1905 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Dann bezog ich die Universität Leipzig, wo ich mich dem Studium der Zahnheilkunde und der Naturwissenschaften widmete. Zu Beginn des Wintersemesters 1908/09 legte ich die zahnärztliche Staatsprüfung mit dem Prädikat »sehr gut« ab. Ich hörte die Vorlesungen der Herren Professoren: Böhm, Chun, Credner, Dependorf, Garten, Heinicke, Held, Hesse, Perthes, Pfaff, Pfeffer, zur Strassen, Wiener und Woltereck. Es sei mir gestattet, all meinen hochverehrten Lehrern meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

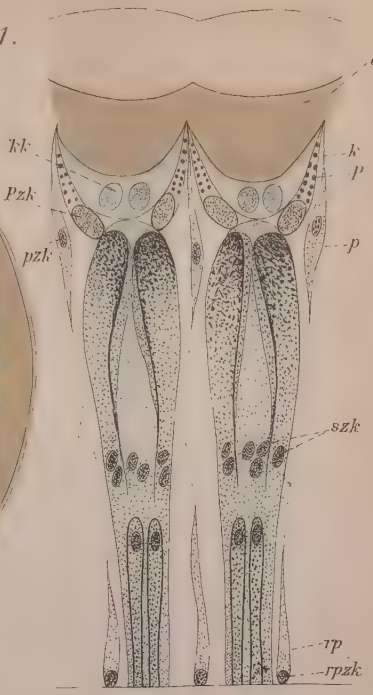
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1.
2.
3.
5.
6.
7a.
7b.
ventral
dorsal
k
kk
pzk
p
Pzk
a
b
c
szk
rp1
rpzk
bm
tr
rp
nf
rh

4.

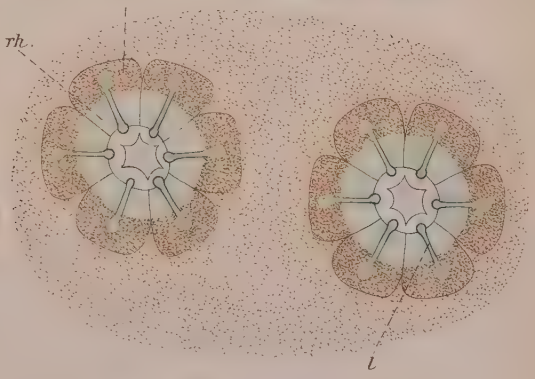


11.

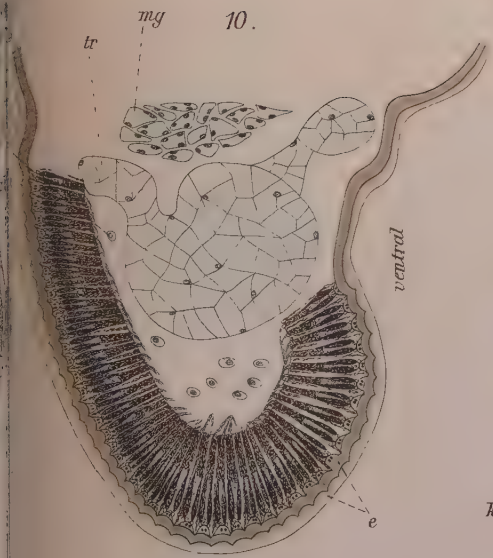


dorsal

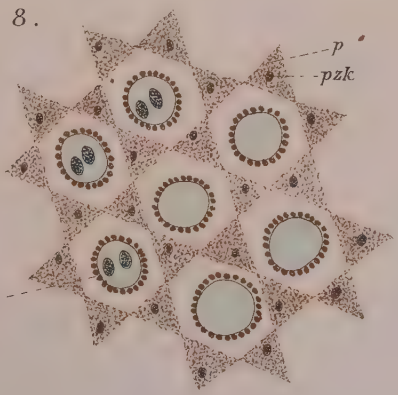
9.



10.

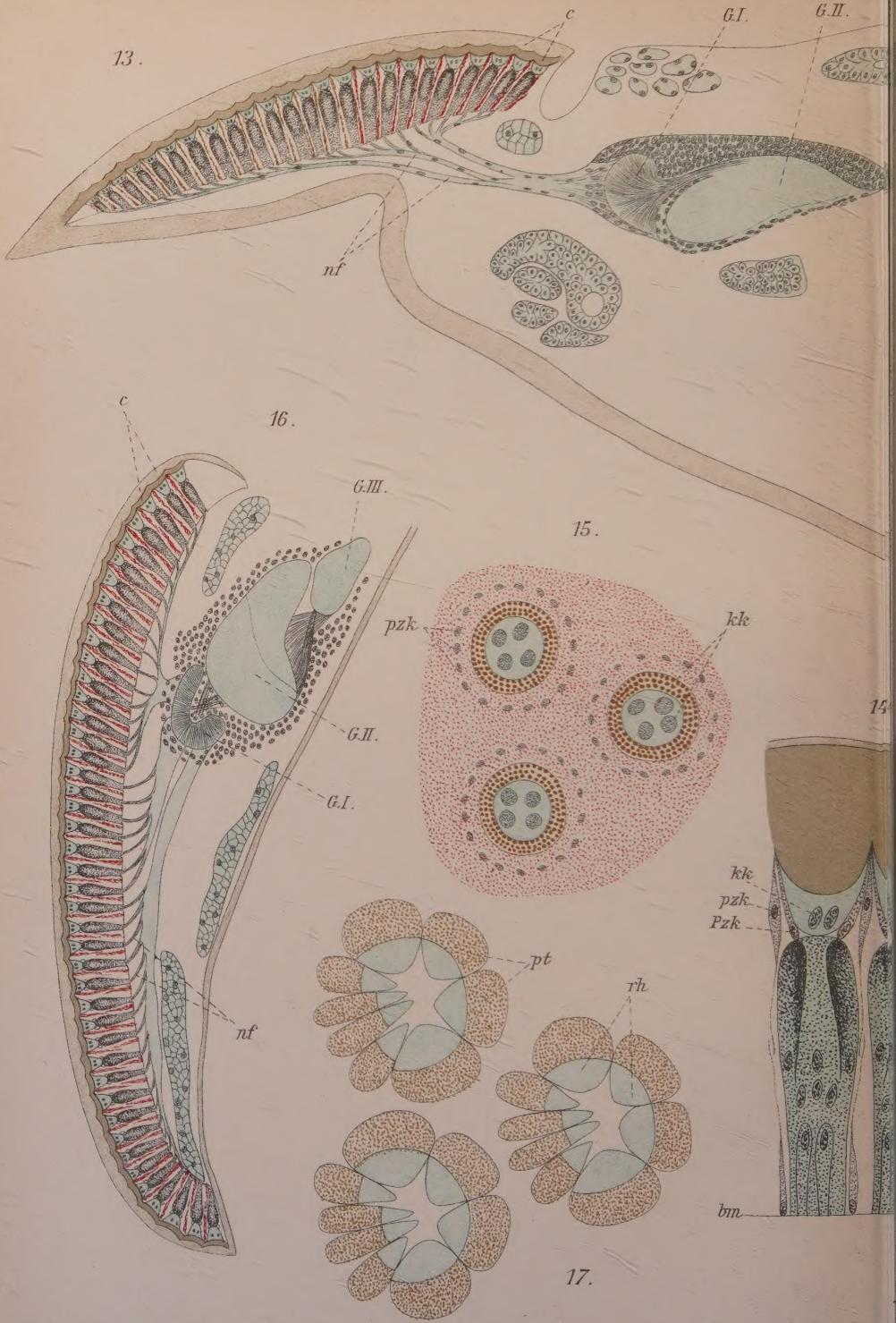


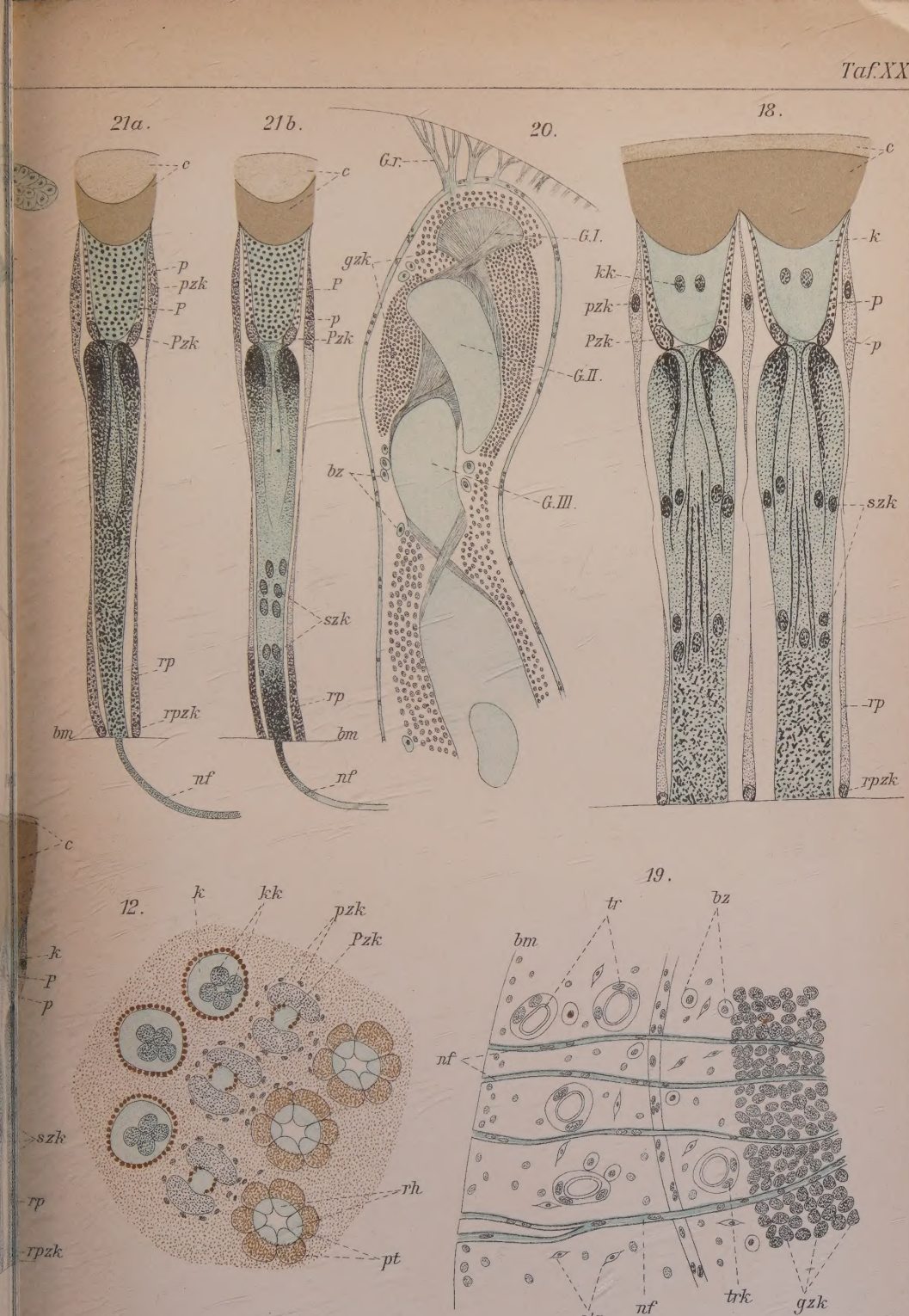
8.



Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig.

Engelmann in Leipzig.


13.
c
G.I.
G.II.
nf
16.
c
G.III.
G.II.
G.I.
nf
15.
pzk
kk
17.
pt
rh
14
kk
pzk
Pzk
bm



ngelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig